1944 № 3

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'UNION DES RÉPUBLIQUES SOVIÉTIQUES SOCIALISTES

SÉRIE BIOLOGIQUE



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1944
Printed in Soviet Union

Известия Академии Наук СССР, серия биологическая

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

Подписано к печати 30/VIII 1944 г. ПФ 1195. Заказ № 021. Тираж 1500
Объем 4 печ. л. 6 уч.-изд. л.

Татполиграф при НКМП ТАССР, Казань, ул. Миславского, 9.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 3, 1944 Classe des sciences biologiques

С. П. НАРИКАШВИЛИ

ОБ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ТЕЧЕНИЯ ПУРКИНЬЕВСКОГО ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОГО ОБРАЗА

(Представлено академиком Л. А. Орбели)

В первый период систематического изучения явлений следовых реакций в зрительной системе исследователи большей частью ограничивались описанием лишь собственных субъективных ощущений. Работы таких исследователей этого периода, как Scherffer; Darwin; Purkinje; Brewster; Plateau; Fechner (a,b); Brücke (a,b); Aubert (a—d); Exner; Bidwell (a,b); Helmholtz; Bosscha; Hamacker; Samojloff; Hess (a—e); v. Kries (a—d) и др., базируются в основном на самонаблюдениях. В результате этого часто одно и то же явление у разных исследователей описывается различно. Так, например, пуркиньевский последовательный образ Aubert (a) и Exner видят не так, как это описано у Purkinje; Plateau во всех случаях наблюдения следовой реакции получал чередование образов дополнительного цвета, тогда как другие (Fechner; Helmholtz) этого не подтверждают.

Больше всего расхождений между разными исследователями мы видим в результатах наблюдения явлений цветного затухания („Farbige Abklingen der Nachbilder").

Понятно, что неусовершенствованная методика работы прежнего времени не позволяла разным исследователям проводить наблюдения в одинаковых условиях. В некоторых случаях причиной разных результатов являлась не индивидуальная особенность наблюдателя, а методическая погрешность, как, например, в случае полемики Hess с v. Kries и т. д. Но все-таки в этой картине разноречивых, а иногда и противоположных результатов, наряду с методическими причинами, известное значение должна была иметь и индивидуальная особенность каждого исследователя. Об этом красноречиво говорят наблюдения исследователей последующего периода, которые, в противоположность первой группе работников, не ограничиваются опытами над собой, а проводят работу над группой испытуемых.

Так, Franz в своей работе, проведенной на четырех испытуемых, указывает на следующие индивидуальные особенности течения следовой реакции. У одних, по определению автора визуальных типов, латентный период образования последовательного образа меньше, а продолжительность самого последовательного образа больше, чем у акустических типов. Кроме того, процент незамечания, непоявления вообще последовательного образа у акустических типов больше (63%), чем у визуальных (26%). Эту особенность он объясняет тем, что визуальные типы более внимательны к слабым световым раздражениям. Различие в течении последовательного образа он наблюдал

также в зависимости от состояния рефракции глаза: у эметропов и гиперметропов продолжительность последовательного образа больше, чем у миопов.

McDougall, наблюдая явление цветного затухания на разных испытуемых, нашел, что у одних явление начинается с одного цвета, у других — с другого, что объясняется различной мощностью трех цветовоспринимающих систем.

Berry подробно изучил явление цветного затухания на 12 испытуемых и нашел, что как очередность цветов, так и количество и цикличность их, насыщенность и оттенок цвета отдельных фаз совершенно различны у разных испытуемых.

Judd, изучая влияние интенсивности стимула на течение пуркиньевского последовательного образа, отмечает, что 2 из 8 испытуемых не видели совершенно фиолетовой фазы, тогда как 6 остальных эту фазу замечали систематически. Некоторые ее испытуемые видели данный последовательный образ состоящим из двух дополнительных цветов, другие же из одного цвета и т. д.

Frehafer нашел, что испытуемые со светлыми волосами видят пуркиньевский последовательный образ пурпурным, тогда как в таких же условиях опыта субъекты с темными волосами видят его голубым.

Karwoski и Crook, изучая течение пуркиньевского последовательного образа на двух испытуемых, смогли отметить индивидуальные отклонения лишь в определении цветного тона.

Starkiewicz, работая с четырьмя испытуемыми, нашел, что сравнительная продолжительность последовательного образа в центральных и периферических участках сетчатки у различных лиц различная. Кроме того, раздражением одной и той же продолжительности у одних получался многофазный последовательный образ, у других же—однофазный, сплошной. По его заключению, у „нервозных" испытуемых, т. е. у людей с повышенной чувствительностью, последовательные образы протекают длительнее и т. д.

Можно было привести и другие примеры индивидуального течения зрительного последовательного образа, но достаточно сказать, что во всех работах, где наблюдения проводились на нескольких испытуемых, везде указывается на это. Но эти указания, за исключением некоторых случаев, сделаны по ходу работы, и мало кто поставил себе целью провести систематическую группировку отдельных типов испытуемых по признаку течения зрительного последовательного образа. В возможности группировки и определения типов испытуемых мы убедились в процессе сравнительно длительного периода изучения зрительных последовательных образов на многих испытуемых. В данном сообщении приводится материал наших различных опытов, обработанный с этой точки зрения. В частности, мы даем описание индивидуальных особенностей течения одной из позитивных фаз следовой реакции, а именно пуркиньевского последовательного образа. Сообщение нужно рассматривать как попытку систематизации отдельных типов испытуемых, ничуть не претендующее на законченную и полную классификацию всех возможных типов.

Методика

Наблюдение пуркиньевского последовательного образа (второй позитивной фазы) проводилось как с помощью неподвижного, стационарного стимула, так и с помощью движущегося по кругу стимула способом Purkinje. Опыты проводились в темной комнате после 10—15-минутной темновой адаптации.

Наблюдение последовательного образа с помощью неподвижного стимула производилось следующим образом: на расстоянии 30—35 см от наблюдателя на штативе

укреплялся специальный фонарь с электрической лампочкой в 12 V. (70 W). В передней части фонаря был приделан пневматический затвор от фотоаппарата, который давал возможность освещать глаз автоматически в течение 1/100, 1/50, 1/25, 1/10 секунды. Между лампой и затвором помещалось молочное стекло и вырезанная из эбонита фигура креста. Яркость такой установки равнялась 0,68 стильбам. Испытуемый производил наблюдение, предварительно установив голову в „подбороднике" и фиксируя взором красную точку, расположенную сверху раздражителя. Изображение раздражителя размером 6° падало в пределах 4—10° от fovea centralis. Измерение продолжительности последовательного образа производилось следующим образом: по требованию экспериментатора испытуемый перед самым опытом фиксировал глазами визирную точку и не двигал их до затухания последовательного образа. После соответствующего предупреждения экспериментатор открывал затвор. Этот момент автоматически отмечался сигналом Депрэ на ленте кимографа. Как только после этого появлялся последовательный образ, в виде голубого крестика, испытуемый нажимал на ключ Гельмгольца и держал его в таком состоянии до полного затухания фигуры креста. Ключ Гельмгольца снова включал отметчик, движение которого также записывалось на ленте вместе с регистрацией времени хронографом Жакэ. Наблюдения производились как бинокулярно (в большинстве случаев), так и монокулярно и в контрольных опытах с искусственным зрачком диаметром 3 мм. До начала систематических опытов испытуемые тренировались в течение 3—5 дней.

Наблюдение последовательного образа с помощью движущегося стимула проводилось следующим образом: на оси мотора был насажен легкий, окрашенный в матово-черный цвет диск, диаметром 60 см (скорость вращения 1 оборот за 3,5 секунды). В одном месте края диска, на расстоянии 25 см от центра, был вделан круглый фонарь диаметром 2 см, куда вставлялась лампочка от карманного фонаря (4 V). Перед лампочкой помещалось тонкое молочное стекло, дающее равномерное освещение всей поверхности. В случае раздражения глаза цветными раздражителями вместе с молочным стеклом помещался желатиновый фильтр того или другого цвета.

Измерение продолжительности пуркиньевского последовательного образа производилось следующим образом: весь диск был разделен на 360°. На краю диска, позади раздражителя насаживались два легких передвижных металлических зажима. Со стороны наблюдателя они имели специальные патроны, куда вставлялись обернутые в красную и черную бумагу лампочки от карманного фонаря. Во время движения диска лампочки, закрепленные на краю диска, вращались за раздражителем в виде двух друг за другом следующих слабо освещенных красных точек. По требованию наблюдателя экспериментатор мог их легко передвигать и устанавливать первую точку там, где начинался пуркиньевский последовательный образ, а вторую, где он кончался. После этого диск останавливался и отмечалось расстояние первой и второй точки от края стимула в градусах. Зная скорость вращения диска, определялась продолжительность темного интервала и продолжительность пуркиньевского последовательного образа. Наблюдение велось с расстояния 1,2—1,5 м как бинокулярно (в большинстве случаев), так и монокулярно. Глаза фиксировались красной визирной точкой, расположенной то сверху диска на различном расстоянии от стимула, то в центре диска.

Наблюдения проводились в утренние часы на научных, научно-технических работниках института и студентах (20 человек).

Результаты опытов

а) Опыты с неподвижным стимулом

У подавляющего большинства наших испытуемых (16 человек) при кратковременных раздражениях (1/50, 1/25, 1/10 секунды) возникает ощущение последействия следующего порядка: сейчас же за прекращением раздражения, т. е. закрыванием затвора, они видят яркий диск, который постепенно становится прозрачным, темнеет и через 0,8—1,5 секунды совершенно исчезает, а на его месте появляется отчетливо оформленный последовательный образ раздражителя в виде крестика, имеющего большей частью дополнительный цвет (от желтоватого стимула голубоватый). Яркость этого образа с течением времени уменьшается, уменьшается также отчетливость формы, образ креста постепенно расплывается с краев и исчезает в среднем за 8—10 секунд. После этого на короткий промежуток времени (0,5—1 секунды) ощущается темнота и вслед за этим бледножелтоватый прозрачный диск, который затухает за 2—3 секунды. Судя по времени появления и по цвету (дополнительный), можно считать, что

данный оформленный последовательный образ идентичен с пуркиньевским последовательным образом, который получается в условиях вращающегося стимула и поэтому в дальнейшем мы будем его называть пуркиньевским последовательным образом от стационарного раздражителя.

Таким образом, у этой группы испытуемых после прекращения раздражения в среднем в течение 1 секунды уже получается оформленный пуркиньевский последовательный образ, а продолжительность его видения в среднем равняется 8—10 секундам. Иначе говоря, временные отношения между продолжительностью латентного периода (т. е. интервала времени между концом раздражения и появлением оформленного последовательного образа) и продолжительностью самого последовательного образа выражаются в среднем как 1:8 или 1:10. Совершенно другие временные отношения обнаружились у четырех испытуемых: у них промежуток времени от раздражения до появления оформленного цветного последовательного образа сравнительно длительнее, а продолжительность самого последовательного образа короче. Так, при тех же условиях опыта у этих испытуемых продолжительность латентного периода равнялась 4—6 секундам, а продолжительность последовательного образа 4—7 секундам. Таким образом, отношение продолжительности латентного периода к продолжительности последовательного образа большей частью выражалось как 1:1 и редко как 1:1,5—2. Наряду с этим нужно отметить, что у представителей первой группы показания в различные дни длительного периода наблюдения мало отличались друг от друга (особенно продолжительность латентного периода). У испытуемых же второй группы абсолютные величины продолжительности латентного периода и последовательного образа изо дня в день менялись, причем так, что не нарушалось вышеуказанное соотношение между этими двумя величинами.

Таблица 1

Соотношение продолжительности латентного периода и продолжительности второго позитивного последовательного образа (пуркиньевской фазы) у двух групп испытуемых. Наблюдение бинокулярно

Испытуемый	Продолжительность раздражения сек.	Продолжительность латентного периода сек.	Продолжительность последовательного образа сек.	Примечание
М.	1/25	1.0	10.0	Представители первой группы
Нам.	1/10	1.2	10.5	
Пит.	„	1.0	10.0	
Гол.	„	0.8	9.5	
Н.	1/25	1.0	8.5	
К.	„	1.2	9	„ „
Кон.	„	1.3	9	
Гин.	„	1.0	9.2	
Чеб.	1/10	0.8	9.5	
Мар.	„	0.8	11.8	„ „
Кин.	„	0.8	10.0	
В.	„	1.2	10.5	
Ив.	„	1.2	9.5	
Хас.	„	1.5	8.3	„ „
Пет.	„	1.2	9.0	
Бел.	„	1.0	9.8	
Сам.	1/25	6.0	5.5	Представители второй группы
Цк.	1/10	7.5	6.5	
Ваш.	1/25	5.0	4.0	
Чер.	1/10	4.5	4.5	

Кроме того, сейчас же вслед за прекращением раздражения, т. е. до образования пуркиньевского последовательного образа, испытуемые второй группы на один миг видели оформленный последовательный образ в виде желтовато-белого креста, т. е. цвета раздражителя. Таким образом они замечали геринговский последовательный образ.

Несмотря на наши предложения обратить внимание на это, ни одному испытуемому первой группы не удавалось замечать этот „беловатый" крест. Для удобства изложения в дальнейшем первую группу будем называть группой „А", а вторую—группой „Б".

Итак, испытуемых группы „А" можно характеризовать как лиц, у которых сравнительно быстро начинается пуркиньевский последовательный образ и держится длительнее, тогда как у испытуемых группы „Б" эта фаза последовательного образа возникает гораздо позже и быстро затухает. Из-за большой скорости образования позитивных фаз испытуемые группы „А" не замечают геринговскую фазу, а испытуемые группы „Б" после некоторой тренировки отмечают ее каждый раз.

Ввиду малочисленности представителей испытуемых группы „Б", нам не удалось выяснить возможные второстепенные вариации в течении последовательной реакции у каждого из них, но зато мы смогли это сделать по отношению к лицам, принадлежащим к группе „А".

Выяснилось, что наряду с главным признаком, характеризующим всю группу в целом. внутри самой группы можно отличить испытуемых, у которых течение последовательного образа, в основном сохраняя свой тип, все-таки испытывает незначительные, но специфические изменения.

Так, среди представителей группы „А" оформленный в виде креста дополнительного цвета последовательный образ появлялся у двух испытуемых почти сейчас же за прекращением раздражения. Он появлялся так быстро, что им не удавалось отметить начало появления и они нажимали на ключ всегда с запозданием. В остальном течение последовательного образа происходило так, как у остальных представителей группы.

У двух других испытуемых из группы „А" обнаружилась следующая особенность: если, как это было сказано выше, у большинства испытуемых данной группы после появления оформленного последовательного образа он затухал постепенно, яркость уменьшалась постепенно, то у этих двух испытуемых через 5—6 секунд последовательный образ сразу затухал полностью с тем, чтобы через 1—2 секунды снова появиться на 4—5 секунд; общая же продолжительность видения последовательного образа большей частью не менялась. Иначе говоря, у них получалось раздвоение одной и той же фазы последовательного образа.

Что тут мы имели дело с раздвоением одной и той же фазы, именно с раздвоением пуркиньевского последовательного образа, это видно из того, что при вторичном появлении крест был того же цветного тона, т. е. дополнительного.

Кроме того, это было доказано также соответствующим изменением опыта. Как уже говорилось в описании методики, данные явления нами были изучены при раздражениях продолжительностью от 1/100 до 1/10 секунды. В этих условиях у всех остальных испытуемых, а также у данных двух лиц третья положительная фаза, имеющая цвет раздражителя и, таким образом, соответствующая так называемому гессо скому последовательному образу, никогда не получалась в

виде оформленного образа креста. Она появлялась лишь после увеличения продолжительности раздражения до 0,5—1 секунды. И вот в этих условиях, у наших двух испытуемых наряду с раздвоенной, но немного укороченной фазой комплементарного пуркиньевского последовательного образа, появлялась также одноцветная с раздражителем третья фаза последовательной реакции. Этим самым мы убедились, что у этих лиц, при обычных условиях наших опытов, на самом деле получалось раздвоение одной и той же фазы, а именно второй положительной фазы последовательного образа. (Временное затухание пуркиньевской фазы не было связано с движением глаза).

К индивидуальным особенностям представителей данной группы („А") надо отнести также изменение яркости последовательного образа. У шести испытуемых пуркиньевская фаза последовательного образа начиналась с максимальной яркости, которая постепенно уменьшалась к концу. Остальные же испытуемые отмечали начальное нарастание яркости последовательного образа и постепенное уменьшение после достижения максимума.

б) Опыты с движущимся по кругу стимулом

В опытах с движущимся раздражителем данная групповая разница в испытуемых менее отчетлива, но при известных условиях наблюдения все-таки удается ее отметить.

Так, когда яркость раздражителя (регулируемая нейтральными фильтрами или изменением накала лампы) средней интенсивности, то испытуемые обеих групп дают почти одинаковое определение продолжительности темного интервала и последовательного образа. Но стоит уменьшить яркость раздражителя до пороговой интенсивности (в смысле появления пуркиньевского последовательного образа), как уже можно констатировать разницу между представителями группы „А" и „Б". При пороговых интенсивностях раздражителя представители группы „А" видят пуркиньевский последовательный образ серым с малой примесью дополнительного цвета в виде короткой полоски на сравнительно малом расстоянии от раздражителя. Представители же группы „Б", при пороговых интенсивностях раздражителя, видят такого же цвета последовательный образ в виде маленького шарика, отодвинутого далеко за раздражителем. Иначе говоря, и тут сказывается характерный для данной группы признак, а именно длительный промежуток времени между раздражителем и началом последовательного образа и сравнительно малая продолжительность самого последовательного образа.

Точно также, если наблюдение над представителями группы „А" и „Б" производить без обычной 10—15-минутной предварительной темновой адаптации, то можно отметить, что с развитием темновой адаптации испытуемые группы „А" впервые начинают видеть последовательный образ в виде короткой полоски, а испытуемые группы „Б" — в виде маленького шарика. В этих условиях опыта у лиц группы „Б" пуркиньевский последовательный образ отставлен от стимула дальше, чем у лиц группы „А". Таким образом, и в данных условиях наблюдения удается уловить характерную для каждой группы разницу в течении последовательного образа.

Что касается отличий в течении последовательного образа среди испытуемых одной и той же группы, например, группы „А", то, не говоря о том, что в одних и тех же физических условиях опыта различные испытуемые придавали последовательному образу различные оттенки, надо остановиться на одном случае, представляющем, по

нашему мнению, известный интерес. Все 16 испытуемых группы „А“ за раздражителем явно видели определенной продолжительности темный промежуток, меняющийся в зависимости от интенсивности раздражителя, степени темповой адаптации, участка раздражения сетчатки и т. д., за этим промежутком следовал пуркиньевский последовательный образ, имеющий в зависимости от тех же условий различный цвет или оттенок и различную продолжительность. Лишь одна испытуемая (Гол.) из группы „А“, несмотря на очень длительный период работы с ней и на указания обратить внимание на это, систематически отрицала наличие темного промежутка между раздражителем и последовательным образом. Для нее вся картина последовательной реакции представлялась в следующем виде: за раздражителем непосредственно следовал последовательный образ, причем цвет раздражителя переходил в дополнительный цвет последовательного образа постепенно, давая различные оттенки смеси этих двух цветов.

Обсуждение результатов

Как работы других авторов, упомянутых в начале сообщения, так и наши данные относительно течения пуркиньевского последовательного образа говорят о том, что при одних и тех же физических условиях раздражения, в зависимости от индивидуальности испытуемых, получается различное течение следовой реакции светового раздражения. В большинстве случаев авторы ограничиваются отдельным описанием этих индивидуальных отклонений и не находят общих признаков, разрешающих им объединить разные индивидуальные особенности в отдельные группы.

Взяв критерием группировки испытуемых латентный период и продолжительность последовательного образа, на что обратил внимание и Franz, мы обнаружили среди наших испытуемых два типа течения пуркиньевской фазы последовательного образа: тип „А“ и „Б“, причем большинство из испытуемых относилось к типу „А“.

Из наших же опытов видно, что эта типовая разница выражена сильнее при раздражении глаза стационарным стимулом, тогда как наблюдение в опытах с движущимся стимулом (и то в слабой степени) требует специальных условий.

Что обнаруженная нами типовая разница в течении пуркиньевского последовательного образа имеет под собой прочную основу, это видно также из опытов с влиянием звуковых раздражений, результаты которых приводятся в последующих сообщениях.

Чем же можно объяснить эту типовую разницу в образовании и течении пуркиньевского последовательного образа? Franz, например, эту разницу объясняет, с одной стороны, складом умственной работы, а с другой — состоянием рефракции глаза. McDougall считает причиной индивидуальных особенностей явления цветного затухания различную „мощность“ трех цветовоспринимающих систем. Starkiewicz разную продолжительность последовательного образа объясняет в одних случаях различной возбудимостью коры, а в других—различным строением сетчатки, считая, что в колбочках следовой процесс затухает быстрее, чем в палочках.

Таким образом, наблюдаемую разницу в течении последовательного образа объясняют как своеобразием строения и состояния периферического аппарата, так и состоянием центральных частей зрительной системы.

Однако нам кажется, что эти индивидуальные особенности скорее обусловлены определенным типом деятельности центральной нервной

системы, чем строением периферического аппарата. Об этом, между прочим, говорит следующее: по Franz продолжительность последовательного образа мала, а латентный период велик у миопов. В наших же опытах трое испытуемых из группы „А“ были миопами в сильной степени и, несмотря на это, давали меньший латентный период и большую продолжительность последовательного образа, чем эмметропы и один гиперметроп из группы „Б“. Эту типовую разницу трудно объяснить также различным вниманием испытуемых. Все испытуемые типа „Б“ были образованные люди, понимающие свою задачу, и наблюдение вели со всей серьезностью и с не меньшим вниманием, чем испытуемые из группы „А“.

Единственная разница, которая без особого наблюдения бросалась в глаза,— это различное поведение, различный темперамент испытуемых. Так, представители группы „Б“ отличались сравнительно спокойным и ровным характером, медлительностью, тугоподвижностью и известной нерешительностью. Представители же группы „А“ были более подвижны, жизнерадостны, более общительны и эмоциональны. Ясно, что такая неполная характеристика не может быть вполне удовлетворительной, но, с другой стороны, эти особенности темперамента, которые, несомненно, обусловлены определенным типом нервной деятельности, в наших опытах были связаны с определенным характером течения последовательного образа.

Трудно на основании первых наблюдений сказать что-либо определенное относительно функционального типа нервной системы, обусловливающего в одном случае быстрое начало зрительного последовательного образа, а в другом — его задержку. Можно лишь, если это необходимо сделать сейчас же, предположить по аналогии с типами нервной системы, установленными акад. И. П. Павловым на примере условно-рефлекторной деятельности, что наши испытуемые группы „А“ могут быть рассмотрены как индивиды, у которых в нервной деятельности процессы возбуждения доминируют над процессами торможения (возбудимый тип). Представителей же группы „Б“ можно было бы отнести к индивидам, у которых из-за большой силы тормозного процесса затруднено возникновение процесса возбуждения, а уже возникший процесс затормаживается, т. е. прекращается быстро (тормозный тип).

Понятно, что это предположение требует некоторых прямых доказательств, что мы постараемся сделать в будущем, но такое совпадение описанных нами типов течения последовательного образа с особенностями темперамента испытуемых навязывает мысль о значении типа нервной деятельности в явлениях следовой реакции светового раздражения и, с другой стороны, о возможности определения типа нервной системы по характеру течения зрительного последовательного образа.

Резюме

Изучая течение пуркиньевского последовательного образа (второй позитивной фазы) на 20 испытуемых, как методом моментального, стационарного раздражения, так и способом движущегося стимула, удалось обнаружить два основных типа течения данной фазы следовой реакции светового раздражения. Первый тип (тип „А“) характеризуется сравнительно быстрым началом последовательного образа, т. е. малым латентным периодом и большой продолжительностью течения самого последовательного образа. Второй тип (тип „Б“) характеризуется длительным латентным периодом и малой про-

должительностью пуркиньевского последовательного образа. Большая часть испытуемых (80%) принадлежала к типу „А". Эта типовая разница резче выступает при ведении наблюдения со стационарным раздражением, чем в опытах с движущимся стимулом.

В каждой группе испытуемых, особенно в группе „А", наблюдаются также добавочные индивидуальные особенности в смысле яркости, цветного оттенка и фазности последовательного образа.

Допускается, что данная типовая разница в течении пуркиньевского последовательного образа обусловлена общим типом и характером деятельности центральной нервной системы. В частности, представителей типа „А" можно отнести к лицам, у которых в нервной деятельности доминирует процесс возбуждения, а представителей типа „Б" — к лицам с доминированием тормозного процесса.

Физиологический институт
им. акад. И. П. Павлова
Академии Наук СССР

Поступило
11. VI. 1941

ЛИТЕРАТУРА

Aubert H. (a) Moleschott's Untersuch., 4, 215, 1848; (b) Ibid., 5, 279, 1858; (c) Poggendor. Ann. d. Phys. u. Chem., 116, 249, 1862; (d) Physiologie der Netzhaut, Breslau, 347, 1865.
Berry W. Amer. J. Psychol., 38, 584, 1927.
Bidwell Sh. (a) Nature, 32, 30, 1885; (b) Proc. Roy. Soc., London, 56, 132, 1894.
Bosscha H. Graeffe's Arch. f. Ophthalm., 40, 22, 1894.
Brewster D. Philos. Mag., 4, 353, 1834.
Brücke E. (a) Poggendor. Ann. etc., 84, 418, 1851; (b) Sitzbericht. Wien. Akad. M.-N. Cl., 49, 128, 1864.
Darwin R. W. Philos. Transact. Roy. Soc., London, 76, 313, 1876.
Exner S. Sitzbericht. Wien. Akad. M.-N. Cl., 65, 59, 1872.
Fechner G. Th. (a) Poggendor. Ann. etc., 44, 513, 1838; (b) 50, 193, 1840; 50, 427, 1840.
Franz S. I. Psychol. Rev. Monogr., 3, No. 2, 61, 1899.
Frehafer M. Amer J. Psychol., 41, 277, 1929.
Hamaker H. Zeit. Psychol. u. Physiol. Sinnesorg., 21, 1, 1899.
Helmholtz H. Handb. d. Physiol. Opt., 11, 1896.
Hess C. (a) Arch. gesam. Physiol., 49, 190, 1891; 179, 50, 1920; (b) Graeffe's Arch. f. Ophthalm., 40, 259, 1894; (c) Ibid., 44, 445, 1897; (d) Zeit. Psychol. u Physiol. Sinnesorg., 27, 1, 1902; (e) Arch. Ges. Physiol., 179 50, 1920.
Judd D. B. Amer. J. Psychol., 38, 507, 1927.
Karwoski Th. and Crook N. J. gener. Psychol., 16, 323, 1937.
v. Kries J. (a) Graeffe's Arch. f. Ophthalm., 42, 95, 1896; (b) Zeit. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg., 12, 81, 1896; (c) Ibid., 25, 239; 1901; (d) Ibid., 29, 81, 1902.
McDougall W. Mind, 10, 210, 1901.
Plateau J. Poggendor. Ann. etc., 32, 513, 1834.
Purkinje J. Beobacht. u. Versuch. z. Physiol. der Sinne, Berlin, II, 1825.
Samojloff A. Zeit. Psychol. u. Physiol. d. Sinnesorg., 20, 118, 1899.
Starkiewicz W. Bull. inter. Acad. Polon. Sci. Cl.-Med., 9—10, 691, 1938.

S. P. NARIKASHVILI. ON THE INDIVIDUAL PECULIARITIES OF THE PROGRESS OF THE PURKINIE'S AFTERIMAGE

Summary

Studying the progress of the Purkinje's afterimage (second positive phase) on 20 test individuals, both by method of a momentary stationary stimulus and a moving stimulus, we were able to discover two main types of progress of this phase of response to the light stimulus. For the first type of progress (type A), a comparatively rapid appearance of the afterimage is characteristic, that is a short latent period and a prolonged duration of the afterimage. For the second (type B) a prolonged latent pe-

riqd and a short duration of the Purkinje's afterimage are typical. The majority of experimented (80%) belonged to the type A. This typical difference was more sharply pronounced in case of stationary stimulation, as compared with the case of moving stimulus.

In each group of experimented, especially in group A, additional individual peculiarities were observed relating to the brightness, shade of colour and phasity of the Purkinje's afterimage.

It may be admitted that the above typical difference in the progress of the Purkinje's afterimage is due to the general type of the central nervous system activity. Thus, the representatives of type A may be referred to the group of people in whose nervous activity the excitation processes are dominating, whereas the representatives of the group B would belong to people with dominating inhibitory processes.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 3, 1944 Classe des sciences biologiques

С. П. НАРИКАШВИЛИ

ВЛИЯНИЕ ЗВУКОВЫХ РАЗДРАЖЕНИЙ НА ТЕЧЕНИЕ ПУРКИНЬЕВСКОГО ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОГО ОБРАЗА

СООБЩЕНИЕ I

(Представлено академиком Л. А. Орбели)

Для выяснения и понимания сущности различных форм явлений последействия в зрительной системе большое значение имеет изучение изменений этих процессов в зависимости от изменения условий адэкватного, т. е. светового, раздражения. Все исследования по следовым реакциям светового раздражения (Fechner; Brücke; Aubert; Helmholtz; Hess; v. Kries; Hering; Fröhlich; Judd; Karwoski; Starkiewicz и др.) в основном проводились именно с этой точки зрения. Благодаря такого характера наблюдениям, которых насчитывается большое количество, выяснилась особенность течения следовой реакции в зависимости от яркости, продолжительности, величины, цвета раздражителя, с одной стороны, и значение раздражаемого участка сетчатки, состояния адаптации и т. д.—с другой.

Сравнительно мало изучен вопрос влияния инадэкватных раздражений на течение следовых реакций в зрительной системе.

Такого рода наблюдения в известной мере облегчили бы нам понимание механизма возникновения следовой реакции. В частности, на основании таких наблюдений мы бы смогли иметь определенное суждение о значении влияний, исходящих из центральной нервной системы. Как бы ни осуществлялось влияние инадэкватного раздражения: путем ли изменений в центральных отделах зрительной системы, или путем изменения состояния периферического органа, — все равно данное влияние может осуществиться лишь благодаря участию того или другого отдела ц. н. с. и поэтому наблюдаемые изменения, вызванные инадэкватными раздражениями, можно рассматривать как эффект, обусловленный изменением состояния ц. н. с.

Такого рода наблюдения представляют известный интерес и с другой точки зрения. Работами Urbantschitsch, школы акад. Л. А. Орбели, Кравкова и сотрудников показано большое количество фактов взаимодействия различных афферентных систем. Так как зрительные последовательные образы представляют собой следовой процесс и протекают без подкрепления раздражителем, на них сильнее и легче должно сказаться всякое влияние и в том числе инадэкватного раздражения. Иными словами, результаты такого рода наблюдений послужили бы и для понимания некоторых вопросов взаимодействия афферентных систем.

С этой целью я и приступил по предложению акад. Л. А. Орбели к изучению влияния инадэкватных раздражений на течение пуркиньевской фазы зрительного последовательного образа.

В данном сообщении приводятся результаты влияния звуковых раздражений.

Этому вопросу было посвящено несколько работ. Так, Brewster отмечает, что в следовой реакции, получаемой от длительного цветного раздражения, ничего не менялось под влиянием удара в гонг.

По Urbantschitsch от низких тонов последовательный образ делается темнее, он виден хуже, а от высоких тонов, наоборот, улучшается видение, благодаря увеличению яркости и насыщенности последовательного образа.

Franz отмечает, что шум и разговор во время течения последовательного образа вызывают укорочение его продолжительности.

Сравнительно подробнее занимался этим вопросом Zietz, который провел работу для доказательства явлений синэстезии. Он в качестве звукового раздражителя брал тонвариатор Штерна и давал звуки частотой в 200, 550 и 1100 гц. в период течения последовательной реакции. При этом оказалось, что звуки малой частоты делают следовую реакцию более темной, а звуки большой частоты действуют в обратном направлении. От низких тонов цвет отдельных фаз следовой реакции изменялся и приближался к красному или голубому, а от высоких тонов принимал желтоватый или зеленый оттенок. Кроме того, под влиянием низких тонов увеличивалась продолжительность следовой реакции, а от высоких тонов уменьшалась.

Работы указанных исследователей имеют ряд методических недостатков (например, не учитывалась интенсивность звукового раздражения, порядок его сочетания и т. д.), затрудняющих возможность сделать какой-нибудь определенный вывод относительно характера влияния звукового раздражения. Кроме того, эти исследователи, в частности, Urbantschitsch и Zietz, изучали влияние звука на течение цветного затухания, представляющее собой значительно более сложное и менее постоянное явление, чем позитивная фаза, в частности, пуркиньевская фаза последовательного образа, которая имеет более регулярное течение и этим самым облегчает наблюдение. Поэтому мы и решили изучить влияние звуков на течение именно пуркиньевской фазы последовательного образа.

Методика

Наблюдение пуркиньевской фазы последовательного образа производилось в темной, звуконепроницаемой комнате, после 10—15 минут темновой адаптации как способом стационарного моментального раздражения, так и способом движущегося по кругу раздражителя (способ Purkinje). Опыты велись как бинокулярно (большей частью), так и монокулярно. В контрольных опытах применялся искусственный зрачок диаметром 3 мм.

В опытах со стационарным стимулом раздражение глаза и измерение продолжительности последовательного образа производилось следующим образом: на расстоянии 30—35 см от глаз испытуемого находился фонарь (электрическая лампочка в 12 V, 70 W) с пневматическим затвором. При открывании затвора показывалось равномерно освещенное молочное стекло в виде фигуры креста. В этих опытах глаз раздражался в течение 1/25 или 1/10 секунды. Момент раздражения отмечался на ленте кимографа, который находился вне камеры испытуемого. При появлении последовательного образа в виде светлоголубого крестика, испытуемый нажимал на ключ Гельмгольца и держал его замкнутым до тех пор, пока не затухала фигура крестика. Этим он замыкал цепь отметчика, движения которого регистрировались на кимографе с регистрацией времени.

Величина изображения на сетчатке занимала область в пределах 4—10° от fovea centralis.

Опыты с движущимся стимулом были проведены следующим образом: окрашенный в черный цвет диск с делениями в градусах вращался перед глазами испытуемого на расстоянии 1—1,5 м; в одном месте края диска был вделан фонарь с матовым стеклом и с лампочкой от карманного фонаря, который и служил раздражителем. Диск вращался со скоростью одного оборота в течение 3,5 секунд (более подроб-

но методика описана в моей статье „Об индивидуальных особенностях течения пуркиньевского последовательного образа“).

Звуковые раздражения подавались от лампового генератора через один или оба наушника. Были испытаны звуки различной частоты (100, 200, 250, 500, 1000, 1500, 2000, 3000, 4000 Hz) и различной громкости (10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100 и в некоторых случаях 110 дб. выше порога ощущения).

Каждый опыт продолжался не более 1—1,5 часов и проводился в следующем порядке: в опытах со стационарным способом предварительно до звуковых раздражений несколько раз (2—3) с интервалами в 5 минут давалось одно лишь световое раздражение. После определения продолжительности последовательного образа начинался опыт со звуковыми раздражением, в котором звук давался за 5—15—30—45 секунд или за 1 минуту до светового раздражения.

В другой серии опытов звук давался после световото раздражителя, т. е. во время видения последовательного образа. Во всех опытах звук прекращался вместе с затуханием фигуры последовательного образа. В промежутках между пробами со звуком, а также в конце работы еще раз определялось течение зрительного последовательного образа без звукового раздражения.

Опыты проводились в утренние часы на 13 испытуемых (научные, научно-технические работники и студенты).

Результаты опытов

В статье „Об индивидуальных особенностях течения пуркиньевского последовательного образа“ мы описали два типа течения второй положительной фазы последовательного образа: тип „А“, который характеризуется малым латентным периодом и большой продолжительностью самого последовательного образа, и тип „Б“ с большим латентным периодом и сравнительно малой продолжительностью последовательного образа.

Многочисленные опыты (как со стационарным, так и с движущимся стимулом) с испытуемыми типа „Б“ (3 человека) показали, что у них большей частью звуковые раздражения не вызывают изменений в течении последовательного образа или же получаются слабые, сомнительные изменения того же порядка, что и у испытуемых типа „А“. Поэтому дальнейшее описание результатов будет касаться лишь испытуемых типа „А“, у которых звуковые раздражения дают характерные и явные изменения течения последовательного образа.

Опыты со стационарным раздражением

Под влиянием сравнительно слабых звуковых раздражений (от 10 до 50—60 дб. выше порога ощущения), даваемых испытуемому за 30—45 секунд или за 1 минуту до светового раздражения, течение последовательного образа не изменялось или увеличивалась его продолжительность на 5—10 процентов. Такое слабое увеличение продолжительности наблюдалось при действии любых частот; во всяком случае при испытании многих частот на одних и тех же испытуемых, нам не удалось увязать увеличения продолжительности последовательного образа от слабых звуков с какой-либо определенной частотой звука.

В тех случаях, когда, согласно записи на кимографе, констатировалось увеличение продолжительности последовательного образа, никогда испытуемый субъективно его не ощущал. Субъективно при слабых звуках последовательный образ был такой же яркости, насыщенности и продолжительности, что и без звука.

Резкие изменения в течении зрительного последовательного образа наступали лишь при более интенсивных звуках и тем сильнее, чем больше была интенсивность звука (от 60 до 100 дб. выше порога ощущения).

Эти изменения заключались в следующем: увеличивались яркость, насыщенность, размер последовательного образа с одновременным уменьшением его продолжительности (рис. 1 и 2). При известных частотах и сравнительно больших интенсивностях звука иногда продолжительность последовательного образа укорачивалась на 50%. В отличие от действия слабых звуков укорочение, наступившее под влиянием сильных звуков, субъективно ощущалось при всех случаях, за исключением тех опытов, где продолжительность последовательного образа уменьшалась на 5—8% (см. протокол опыта от 9.X. 1939 г.)

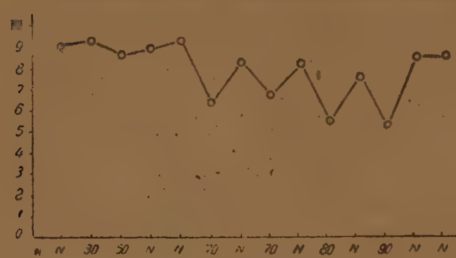


Рис. 1. Изменение продолжительности пуркиньевского последовательного образа под влиянием звука (500 гц.) различной громкости. Испытуемая Гол. Опыт от 15.IV.1940 г. Продолжительность раздражения—$^1/_{10}$ секунды. По ординате отложена продолжительность образа в секундах, по абсциссе—буквой *N* отмечается проба одного светового раздражения без звука; цифры отмечают громкость звука в дб. выше порога ощущения. Интервал между опытами 5—6 минут. Звук при комбинации дается через оба наушника за 45—50 секунд раньше светового раздражения и продолжается до затухания последовательного образа

Под влиянием как слабых, так и интенсивных звуков продолжительность интервала между стимулом и последовательным образом, т. е. латентного периода, не изменялась.

При изучении влияния звуков равной громкости (60, 70, 80, 90 и 100 дб.), но различной частоты оказалось, что все испытанные нами частоты изменяют последовательный образ в одном и том же направлении, т. е. уменьшают продолжительность и увеличивают отчетливость, резкость изображения, благодаря усилению яркости и насыщенности. Однако выяснилось, что не все частоты действуют одинаково эффективно на всех испытуемых (это видно и в протоколе от 9. X. 1939 г.). Для одних более эффективными, в смысле изменения зрительного последовательного образа, являются преимущественно звуки частотой ниже 800—1000 гц., а для других — звуки большей частоты, причем у большого количества испытуемых (8 человек) изменения последовательного образа получились сильнее от звуков низкой частоты и лишь 2 человека из 10 были более чувствительны к звукам большой частоты. Данное отличие иллюстрируется табл. 1 и рис. 3, в которых даются проценты максимального укорочения последова-

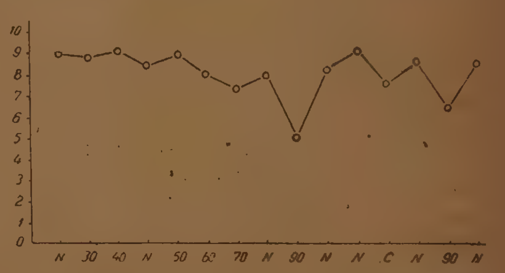


Рис. 2. Изменение продолжительности пуркиньевского последовательного образа под влиянием звука (1000 гц.) различной громкости. Испытуемый Н. Опыт от 22. X. 1939 г. Продолжительность раздражения 1/10 секунды. Остальные обозначения и ход опыта того же характера, что и на рис. 1. По оси абсцисс в данной кривой буквой *C* отмечена продолжительность зрительного последовательного образа того же светового раздражения, но даваемого через 1 минуту после прекращения 45-секундного звукового раздражения (1000 гц., 90 дб.)

Протокол опыта от 9. X. 1939 г.

Звук подается в оба наушника за 45 секунд до светового раздражения. Продолжительность светового стимула 1/25 секунды. Испытуемая М.

№ п/п	Время	Частота и интенсивность звука (выше порога ощущения)	Продолжительность последовательного образа (сек.)	Субъективный отчет
1	9 ч. 20 м.	Без звука	10,5	Светлоголубой, малой насыщенности. Последов. образ, затухает постепенно
2	25 „	„ „	11	
3	30 „	250 гц.—10 дб.	11,5	Никаких изменений
4	35 „	„ 20 „	12	„ „
5	40 „	„ 30 „	12	„ „
6	45 „	„ 40 „	10	Короче (?), чуть ярче
7	50 „	Без звука	11,5	
8	55 „	250 гц.—50 „	9,2	Явно короче, ярче и насыщеннее, затухает сразу, без постепенного уменьшения яркости
9	10 ч. — „	„ 60 „	8,2	
10	10 „	Без звука	11,3	
11	15 „	3000 гц.—30 „	11,2	Нет изменений
12	20 „	„ 55 „	11,5	„ „
13	25 „	„ 76 „	11	„ „
14	30 „	„ 86 „	10	Чуть короче и насыщеннее
15	38 „	Без звука	11,2	

тельного образа под влиянием звуков различной частоты, полученные у испытуемых М. и Н.

Таблица и кривая показывают, что любой тон испытанного нами диапазона частот укорачивает продолжительность последовательного образа у обоих испытуемых. Так, если взять интенсивность звука в 90 дб. всех частот, то эта интенсивность у обоих испытуемых вызывает укорочение продолжительности последовательного образа, но для испытуемого Н. низкие тоны являются менее эффективными; начиная с 200 гц., чем выше тон, тем сильнее укорачивается последовательный образ и на 2000 гц. укорочение достигает максимума,

Таблица 1

Проценты укорочения продолжительности последовательного образа под влиянием звуков различной частоты и громкости

Под чертой снизу обозначены частоты в гц., слева обозначена громкость звука в дб. выше порога ощущения, пересчитанная на 1000 гц. Цифры вне скобок получены у испытуемого Н., а в скобках — у испытуемой М.

	200	500	1000	2000	3000	4000
60	0 (5)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
70	0(16)	0 (7)	10(10)	13 (0)	10 (0)	13 (5)
80	0(26)	0(15)	10(18)	24(12)	20(14)	19(10)
90	5(35)	15(30)	25(25)	41(15)	32(14)	28(16)
100	10	25	38	—	—	—
110	25	—	—	—	—	—

после чего до 4000 гц. процент укорочения снова уменьшается. У испытуемой М. при этой же громкости звука видим противоположную картину: сильнее укорачивается продолжительность последовательного образа при низких тонах, а отсюда при увеличении частоты почти равномерно уменьшается эффект звукового раздражения. Таким образом, максимум изменений от звукового раздражения у испытуемого Н. получается при 2000 гц., а у испытуемого М.— при

200 гц. Из табл. 1 видно также, что более слабые звуки, как 60—70—80 дб., если они ниже 1000 гц., не изменяют или очень мало изменяют течение последовательного образа у испытуемого Н., а у испытуемой М. эти интенсивности уже вызывают изменение последовательного образа. Более или менее сильное укорочение от низких тонов у испытуемого Н. получается лишь при очень громких звуках (100—110 дб.) и то не больше 25%. Дальше оказалось, что звуки ниже 200 гц. у испытуемого Н. не вызывают изменения последовательного образа ни при каких интенсивностях, у испытуемой М. последовательный образ изменяется и от частоты в 100 гц., хотя в меньшей степени, чем от звука в 200 гц.

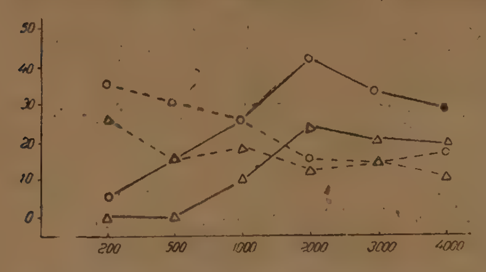


Рис. 3. По оси абсцисс отложены частоты в гц, а по оси ординат — максимальный процент укорочения продолжительности пуркиньевского последовательного образа. Треугольниками отмечен эффект укорочения продолжительности последовательного образа при громкости звука 80 дб., а кругами — эффект укорочения при громкости 90 дб. Сплошной линией даются данные, полученные у испытуемого Н., а прерывистой линией — данные испытуемой М.

Приведенные результаты были получены в условиях, когда звуковое раздражение производилось за 30—45 секунд или за 1 минуту до светового раздражения. Если же звук оптимальной интенсивности (80—90 дб.) подавался за меньший промежуток времени до светового раздражения (за 5—10—15 секунд), то означенные изменения в течении последовательного образа или вовсе не отмечались (большей частью) или были незначительны. Во всяком случае, у испытуемых субъективно более или менее явные изменения в последовательном образе наступали лишь при сравнительно длительном предшествовании звукового раздражения.

Для выяснения вопроса, как долго после прекращения звука еще остается его влияние на зрительный последовательный образ, нами были проведены опыты в следующем порядке: на основании предыдущих опытов, зная оптимальную частоту и интенсивность звука для данного испытуемого (в смысле максимального изменения последовательного образа) давался один звук в течение 45 секунд или одной минуты; после прекращения звука через разные интервалы (0,5, 1, 2, 3, 4, 5 минут) в разных опытах давалось световое раздражение. Оказалось, что и в этом случае последовательный образ испытывал такие же изменения, что и во время действия звука, но эти изменения (как укорочение продолжительности, так и увеличение яркости, насыщенности и величины) были слабее (рис. 2). Изменения были тем слабее, чем больше времени проходило с момента прекращения звука до светового раздражения и при пробе через 3 минуты в большинстве случаев последовательный образ являлся таким, как и в опытах без звука. Иначе говоря, постепенно убывающее влияние последействия звукового раздражения сохранялось до 2—3 минут после прекращения звука.

Большей частью, как уже отмечалось, наряду с укорочением продолжительности последовательного образа, испытуемые отмечали явное увеличение его размера, яркости и насыщенности. Это особенно хорошо ощущается при интенсивных звуках и при сильном укорочении продолжительности последовательного образа. Но иногда,

особенно при сравнительно слабых звуках (50—60 дб.; при этом везде подразумевается оптимальная для данного испытуемого частота) ощущается лишь слабое увеличение яркости и насыщенности, но продолжительность остается неизменной. Дальнейшее усиление звука, увеличивая еще больше яркость и цвет последовательного образа, вызывает также его укорочение.

Надо отметить, что изменение последовательного образа под влиянием того или другого достаточно интенсивного звука особенно резко и явно ощущается при первых двух—трех пробах. При последующих повторных раздражениях в течение одного опыта изменения последовательного образа ощущаются слабее.

Несколько опытов с влиянием звуковых раздражений были проведены в условиях образования последовательного образа на периферии сетчатки (25—30° от центрального углубления), но эти опыты не привели к какому-либо определенному заключению, так как испытуемым очень трудно было ориентироваться в возможных изменениях.

В тех условиях, когда звуковое раздражение производилось в период течения зрительного последовательного образа, т. е. после светового раздражения, наблюдалось следующее: при слабых звуках (до 40—50 дб.) последовательный образ большей частью не изменялся. Изменения получались лишь от звуков большей интенсивности. Так, при громкости 50—60 дб. последовательный образ быстро терял яркость и обесцвечивался. При еще большей интенсивности звука (60—90 дб.) в момент его действия последовательный образ совершенно затухал на некоторое время, а потом снова появлялся с меньшей яркостью и меньшим размером (данное явление также хорошо получается у испытуемых группы „Б“). Продолжительность временного затухания была тем больше, чем интенсивнее был звук. В этих опытах изменения в последовательном образе наступали от всех звуков независимо от частоты.

Точно то же получается, если дать звук за несколько секунд (5—10) раньше светового раздражения и во время видения последовательного образа его прекратить. В момент прекращения звука последовательный образ затухает и через некоторое время опять появляется.

Тут следует также отметить, что некоторые испытуемые в момент дачи сильного звука отмечали не только просто затухание положительного последовательного образа, но он превращался иногда в отрицательный. (В самый первый момент действия звука светло-голубой крест делался черным, а края его светлыми). Все это происходило в течение очень короткого промежутка времени, после чего пропадал всякий оформленный образ и ощущалась лишь темнота всего поля зрения.

Вышеприведенные результаты получаются как при бинокулярном, так и при монокулярном наблюдении, как при раздражении одного уха, так и обоих. Но при бинокулярном наблюдении, а также при бинауральном раздражении изменения последовательного образа под влиянием звуковых раздражений были сильнее. Изменения наблюдались также в тех случаях, когда звук подавался в ухо противоположной стороны наблюдаемого глаза, т. е. например, наблюдение последовательного образа производится левым глазом, а звук подается в правое ухо.

Опыты с движущимся стимулом

В отличие от опытов со стационарным стимулом, где означенные изменения были выражены с максимальной отчетливостью, в опытах

с движущимся стимулом изменения пуркиньевского последовательного образа были менее убедительны. Большинство испытуемых, характеризуя изменение последовательного образа под влиянием звуковых раздражений, говорило о них с известным сомнением; во всяком случае, не было той убедительности в отчетах, какая получалась при первом способе наблюдений. (Это в равной мере относится и к испытуемым, начавшим наблюдение с этого способа, а потом приступившим к наблюдению стационарным способом).

Несмотря на это, обнаруженные изменения в последовательном образе и в этом случае имели тот же характер, что и при наблюдении стационарным способом. Так, под влиянием звуковых раздражений увеличивалась яркость, особенно же насыщенность последовательного образа, он становился более рельефным (как метко выразился один из испытуемых, „он лучше был фокусирован"). Изменения длины, т. е. продолжительности, никто не отмечал, за исключением одного испытуемого.

Но эти изменения наступали у тех же испытуемых, в тех же условиях, что и в опытах со стационарным стимулом. Так, изменение получалось лишь от звуков интенсивнее 50—60 дб. и тем сильнее, чем интенсивнее был звук. У одних испытуемых последовательный образ сильнее изменялся от звуков малой частоты, у других — от больших частот. Изменение ощущалось не сразу после начала действия звука, а лишь после 20—40 секунд действия звука. Точно также измененный действием звука последовательный образ возвращался к своему первоначальному виду не сейчас же после прекращения звука, а через 3, иногда и 5 минут. В момент дачи звукового раздражения по всей длине последовательного образа пробегала черная полоса временного затухания. При наблюдении последовательного образа периферией сетчатки (20° и еще дальше от центрального углубления, т. е. в области, где последовательный образ не имеет цвета), никаких изменений под влиянием звука не отмечалось.

Обсуждение результатов

Подведем еще раз итог наблюдаемым явлениям. Пуркиньевский последовательный образ изменяется лишь под влиянием интенсивных звуковых раздражений, причем эти изменения тем сильнее, чем громче звук. Наряду с тем, что у разных испытуемых более эффективными являются низкие или высокие тона, большое значение имеют также временные условия сочетания светового и звукового раздражения. Так, если звуковое раздражение производить до светового раздражения, получается иного характера изменение последовательного образа, чем в опытах, где звуковое раздражение производится после светового, т. е. во время течения последовательного образа.

В опытах, где звук дается до светового раздражения, получается усиление процесса, обусловливающего последовательный образ; в частности, увеличивается яркость, размер, насыщенность последовательного образа, он лучше и резче ощущается, чем без предшествующего звука. Об усилении интенсивности течения последовательного образа говорит также укорочение его продолжительности.

Надо полагать, что на фоне звукового раздражения последовательный образ протекает более интенсивно и завершает свое развитие в более короткий промежуток времени, чем без звука. Повидимому, предшествующее звуковое раздражение изменяет состояние центральных элементов афферентного пути зрительного аппарата так, что вызванное зрительным раздражением возбуждение и его последействие на этом фоне протекает более интенсивно.

Из наших же наблюдений вытекает, что это благоприятствующее влияние звука тем сильнее, чем длительнее действовал звук (от 5 секунд до 1 минуты) до светового раздражения. Это говорит за то, что благоприятствующее изменение в зрительной системе, возникающее под влиянием звуковых раздражений, наступает не сейчас же, а лишь после более или менее продолжительного действия звука.

В тех случаях, где звуковое раздражение дается в период течения последовательного образа, получается не усиление данного процесса, а ослабление.

Так, последовательный образ делается менее ярким и менее насыщенным (при сравнительно слабых звуках), а в известных условиях (при достаточно сильных звуках) временно полностью затухает. Таким образом, в этих условиях опыта, мы имеем дело с торможением процесса зрительного последействия. Но это торможение длится недолго. Несмотря на продолжающееся звуковое раздражение, в среднем через 1,5—2 секунды после затухания, положительный последовательный образ появляется снова, но очень малой яркости и почти бесцветным.

Но разница эффектов звуковых раздражений, производимых предварительно и в период течения последовательного образа, заключается не только в этом. Так, если звук дается в момент видения последовательного образа, то он затухает независимо от частоты звука. Затухание последовательного образа происходит одинаково хорошо при всех частотах на всех испытуемых. Совсем другое видим при предварительном (в течение 45 секунд или 1 минуты) звуковом раздражении. Тут более или менее резко можно отличить испытуемых, у которых под влиянием звука усиление процесса в зрительной системе получается сильнее или от низких или от высоких тонов. Далее, если в опытах с предварительным звуковым раздражением испытуемые группы „Б“ большей частью не замечают „резких изменений“, то при даче того же звука во время видения последовательного образа у них он затухает так же, как и у испытуемых группы „А“.

Таким образом, благоприятствующее влияние звука на следовые процессы в зрительной системе отчетливо наблюдается лишь у испытуемых группы „А“, тормозящее же влияние одинаково хорошо получается у представителей обеих групп. Благоприятствующее влияние выявляется лучше у разных испытуемых при различных частотах звука; иначе говоря, звуки различных частот при равной громкости не дают одинакового эффекта, а тормозящее влияние при равной громкости звука, независимо от частоты, вызывает почти одинаковой силы эффект.

Эти заключения были сделаны на основании результатов, полученных в условиях стационарного раздражения. В опытах же с движущимся стимулом влияние звукового раздражения выявляется или очень слабо или совсем не обнаруживается испытуемыми. Это особенно относится к тому случаю, когда звук дается до светового раздражения. Весьма возможно, что в условиях движущегося стимула более слабое благоприятствующее влияние длительного звукового раздражения на следовой процесс в зрительной системе, обусловливается следующим: в случае раздражения глаза стационарным стимулом, последовательный образ развивается и протекает совершенно изолированно, без добавочных раздражений других участков сетчатки. Другое дело при движущемся стимуле: тут, наряду с течением последовательного образа, соседние участки сетчатки постоянно раздражаются движущимся раздражителем и поэтому между участками

сетчатки, где протекает последовательный образ, и участками, где происходит новое раздражение движущимся стимулом, наступает своего рода взаимодействие, которое по силе взаимности может быть больше, чем влияние со стороны слуховой системы, и поэтому последнее на фоне уже установленной сильной связи между частями одной системы не выявляется, не ощущается.

Выводы

Изучая влияние звуковых раздражений разной частоты (от 100 до 4000 гц.) и разной интенсивности (от 10 до 100—110 дб. выше порога ощущения) на течение второй позитивной фазы (пуркиньевской) зрительного последовательного образа, наблюдаемой как в условиях стационарного стимула, так и движущегося по кругу раздражителя, мы пришли к следующим выводам:

1. Слабые звуковые раздражения (до 50—60 дб.) любой частоты, даваемые за 30 секунд или 1 минуту до светового раздражения, не изменяют течения пуркиньвского последовательного образа или немного увеличивают его продолжительность.

2. Сильные звуковые раздражения (свыше 50—60 дб.) в этих же условиях вызывают следующие изменения в течении пуркиньевского последовательного образа: он делается более ярким, увеличивается размер изображения, цвет его делается более насыщенным и укорачивается его продолжительность. Данные изменения последовательного образа тем сильнее, чем интенсивнее звук.

3. При действии звуков равной громкости, зрительный последовательный образ у большинства испытуемых (8 человек из 10) изменяется сильнее под влиянием сравнительно низких частот (ниже 1000 гц.), а у других (2 человека)—под влиянием более высоких частот (1000 гц. и выше). Иначе говоря, звуки различных частот, но равной громкости не дают одинакового эффекта у одного и того же испытуемого.

4. Данное благоприятствующее влияние предшествующего звукового раздражения остается на некоторое время (до 2—3 минут) после прекращения звука.

5. В тех случаях, когда звуковое раздражение производится во время течения последовательного образа наблюдается следующее: слабые звуки (до 40—50 дб.) не изменяют зрительного последовательного образа, сильные звуки (свыше 50 дб.) в момент дачи звука вызывают временное его затухание. Затухание тем глубже и длительнее, чем интенсивнее звуковое раздражение. Прекращение звукового раздражения во время течения последовательного образа дает тот же эффект, т. е. временное затухание.

6. Как благоприятствующее, так и тормозящее влияние звукового раздражения на течение зрительного последовательного образа получается лучше в опытах со стационарным стимулом, чем в условиях раздражения глаза движущимся стимулом.

Физиологический институт
им. акад. И. П. Павлова
Академии Наук СССР

Поступило
11. VI. 1941

ЛИТЕРАТУРА

Brewster D. Philos. Mag., 4, 353, 1834.
Franz S. Psychol. Rev. Monogr., 3, 61,1899.
Urbantschitsch V. Pflüg. Arch., 94, 347, 1903.
Zietz K. Zeitschr. Psych. u. Physiol. d. Sinnesorg, 121, 257, 1931.

S. P. NARIKASHVILI. INFLUENCE OF THE SOUND STIMULATION ON THE PROGRESS OF THE PURKINJE'S AFTERIMAGE

COMMUNICATION I

Summary

Studies of the influence of sound stimulation of various frequencies (from 100 to 4000 c. p. s.) and various intensities (from 10 to 100—110 db. above the sensation threshold) on the progress of the second positive Purkinje's phase of visual afterimage have lead to the conclusions given below. The observations were made both under conditions of a stationary stimulus and the one moving in a circle.

1. Faint sound stimulation (up to 50—60 db.) of any frequency, produced 30 sec. or 1 min. before the light stimulation, did not change the progress of the Purkinje's afterimage and slightly prolonged its duration.

2. Strong sound stimulation (exceeding 50—60 db.) under the same conditions brought about the following changes in the progress of the Purkinje's afterimage: its brightness increased, its colour became richer and its duration shorter.

3. Under the action of sounds of the same loudness the change of the visual afterimage for some of the experimented (for the majority of 8 out of 10 cases) was more manifest at comparatively low frequencies, below 1000 c.p.s., while for the others (2 cases)—it was more marked at higher frequencies (of 1000 c. p. s. and above). In other words sounds of different frequencies but of the same loudness did not produce the same effect on the same individual.

4. The above mentioned favourable influence of the foregoing sound stimulation remained for some time amounting to 2—3 min. after the sound had ceased.

5. In case when the acoustic stimulation started during the progress of the afterimage the following phenomena were observed:

Sounds up to 40—50 db., did not change the visual afterimage. Sounds above 50—60 db. brought about temporary damping of the afterimage at the instant of the sound producing. Intensity and duration of damping increased with the intensity of sound stimulation. Stopping the sound stimulation during the progress of the afterimage produced the same effect, viz. temporary damping of the afterimage.

6. Both the favourable and the inhibitory influence of the acoustic stimulation on the progress of the visual afterimage proved at its uppermost in the experiments with the stationary stimulus, as compared with the stimulation of the eye by the moving stimulus.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 3, 1944 Classe des sciences biologiques

С. П. НАРИКАШВИЛИ

ВЛИЯНИЕ ЗВУКОВЫХ РАЗДРАЖЕНИЙ НА ТЕЧЕНИЕ ПУРКИНЬЕВСКОГО ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОГО ОБРАЗА

СООБЩЕНИЕ II

(Представлено академиком Л. А. Орбели)

В предыдущем сообщении было описано двоякое влияние звукового раздражения на течение второй позитивной (пуркиньевской) фазы зрительного последовательного образа: благоприятствующее — усиливающее ощущение зрительного последовательного образа—и тормозящее — ослабляющее ощущение данного процесса вплоть до затухания. Благоприятствующее влияние звука имело место в тех случаях, когда звуковое раздражение начиналось на 20—60 секунд ранее зрительного; тормозящее же влияние — когда звук давался или прекращался во время ощущения зрительного последовательного образа. Если тормозящее влияние звукового раздражения получалось у всех испытуемых, то благоприятствующее влияние звука сильнее и отчетливее получалось у испытуемых, у которых пуркиньевский последовательный образ протекал по типу „А“, тогда как у представителей типа „Б“ это влияние было выражено слабее или вовсе отсутствовало.

В данном сообщении приводятся результаты опытов, целью которых было более подробное изучение условий благоприятствующего влияния звука.

Исходным пунктом для данного исследования послужило следующее положение. Как было показано Араповой и Клаас, после прекращения звукового раздражения через определенный промежуток времени возникает постепенно нарастающий, а потом затухающий так называемый вторичный слуховой последовательный образ (ощущение шума с известной примесью тональности).

Сопоставление показало, что условия звукового раздражения, вызывающие развитие вторичного слухового последовательного образа, и условия звукового раздражения, действующие в наших опытах благоприятствующим образом на течение зрительного последовательного образа, оказались почти одинаковыми.

На основании сходства условий звукового раздражения для получения обоих явлений, а также на основании некоторых опытов, где резкое укорочение продолжительности зрительного последовательного образа наступало от тех звуков, которые после прекращения вызывали ощущение сильного вторичного слухового последовательного образа (в опытах над собой) возникла мысль о возможной связи этих двух явлений. В частности, можно было предполагать, что как образование вторичного слухового последовательного об-

Частота звука в гц.	200					500				1000			2000			4000			7000		8000			9000
Интенсивность звука в дб. выше порога ощущения	50	60	68	78	90	63	73	83	94	70	80	90	76	85	94	77	86	93	85	93	74	83	92	83
Громкость вторичного слухового последовательного образа в дб.	12	17	20			8—10	12	16		нет	8—10	14	8	8—10	12	нет	8—10	12						
	нет	нет	нет	5—10	16	нет	5—10	14	17	8—10	14	17	8—10	17	27	12	17	14	нет	6—8	нет	нет	5—6	3—5
Процент укорочения продолжительности зрительного последовательного образа	19	37	36			нет	15	18		нет	нет	13	нет	нет	10	нет	нет	10						
	нет	нет	нет	8—10	24	нет	нет	12	23	нет	10	26	10	25	40	14	18	12	нет	нет	нет	нет	нет	нет

[1] Во всех случаях звук дается через один наушник за 45 секунд до светового раздражения и продолжается до затухания зрительного последовательного образа.

раза, так и благоприятствующее влияние звука на течение зрительного последовательного образа обусловлены каким-то общим процессом.

Для проверки такого предположения мы приступили к одновременному изучению (в одних и тех же опытах) изменения зрительного последовательного образа под влиянием звукового раздражения и определению интенсивности вторичного слухового последовательного образа, развивающегося после прекращения данного звука, причем, зная заранее (на основании опытов Араповой и Клаас, а также Загорулько и Клаас) благоприятные и неблагоприятные условия для образования вторичного слухового последовательного образа, мы нарочно прибегали к ним для выяснения того, будут ли они таковыми же для эффекта звука на течение зрительного последовательного образа.

Такого рода комбинированные опыты проводились в основном на вух испытуемых представителях типа „А". Наблюдение зрительного последовательного образа происходило в тех же условиях, что и в опытах первого сообщения со стационарным стимулом. Опыт производился в следующем порядке: звуки различной частоты (200, 500, 1000, 2000, 4000, 7000, 8000, 9000, 10000 гц.) и громкости (60, 70, 80, 90 дб. выше порога) в течение различного времени (5, 10, 15, 20, 30, 45 секунд) подавались в одно (правое) ухо; через определенное время давалось кратковременное (1/25—1/10 секунды) световое раздражение, а потом, после прекращения звука и возникновения вторичного слухового последовательного образа, в другое (левое) ухо подавался звук различной интенсивности короткими сигналами (частота 1000 гц.) для сравнения и, таким образом, определения громкости вторичного слухового последовательного образа[1].

Результаты опытов

1. Отношения величины изменения пуркиньевского последовательного образа и интенсивности вторичного слухового последовательного образа в условиях изменения частоты и громкости раздражающего звука

В табл. 1 приведены данные, полученные у испытуемых Н. и М., откуда видно, особенно у испытуемого Н., у которого эти явления были подробнее изучены, что процент укорочения продолжительности зрительного последовательного образа под влиянием звукового раздражения тем больше, чем интенсивнее вторичный слуховой последовательный образ. Иными словами, зрительный последовательный образ сильнее укорачивается под влиянием тех звуков (разной частоты и громкости), которые после своего прекращения вызывают более сильные вторичные слуховые последовательные образы. Так, звук частотой 2000 гц. и интенсивностью 94 дб. выше порога ощущения уменьшает продолжительность зрительного последовательного образа у испытуемого Н. на 40%; этот же звук после прекращения вызывает вторичный слуховой последовательный образ, равный 27 дб. Та же частота, но меньшей интенсивности (85 дб.) уменьшает продолжительность зрительного последовательного образа на 25%, соответственно и вторичный слуховой последовательный образ слабее (17 дб.). Из таблицы видно, что в тех случаях, когда слуховой последователь-

---

[1] Большую помощь в проведении данной части работы оказали Г. В. Гершуни, Л. Г. Загорулько, Ю. А. Клаас и А. М. Марусева, за что приношу им благодарность.

ный образ не возникает или он бывает слабым (слабее 8—10 дб.), то нет и изменения зрительного последовательного образа. Так, слабые звуки низких частот (200, 500 гц.), а также сильные звуки высоких частот (от 7000 до 10000 гц.) не уменьшают продолжительности зрительного последовательного образа; соответственно после прекращения этих звуков развивается или очень слабый, вторичный слуховой последовательный образ или его вообще не бывает (рис. 1).

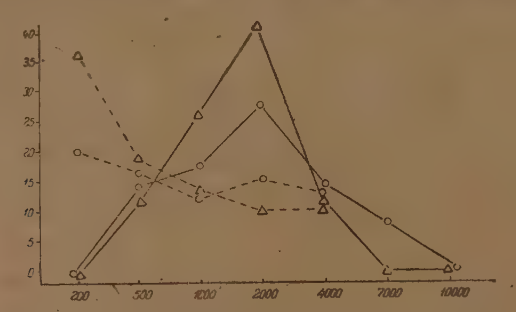


Рис. 1. Отношение процента максимального укорочения продолжительности пуркиньевского последовательного образа к интенсивности слухового последовательного образа. Кривая выведена для раздражаемого звука громкостью 90 дб. По оси ординат цифры обозначают интенсивность вторичного слухового последовательного образа в дб. и процент укорочения продолжительности зрительного последовательного образа, по оси абсцисс даны частоты в гц. Треугольниками отмечен процент укорочения зрительного последовательного образа, а кругами — интенсивность вторичного слухового последовательного образа. Сплошными линиями показывается отношение этих величин у испытуемого Н., а пунктирной линией — у испытуемой М.

2. Отношения величины изменения пуркиньевского последовательного образа и интенсивности вторичного слухового последовательного образа в условиях изменения продолжительности предварительного звукового раздражения

Одновременное определение изменения пуркиньевского последовательного образа и интенсивности вторичного слухового последовательного образа показало, что и в этом случае оба явления протекают параллельно. Так, звуки значительной громкости (90 дб.), даваемые за 5, 10, 15 и 20 секунд до зрительного раздражения, не изменяли течения зрительного последовательного образа; соответственно после прекращения этих звуков вторичный слуховой последовательный образ или совершенно не получался, или был очень слабым (слабее 8—10 дб.).

Изменение зрительного последовательного образа под влиянием той же громкости звука наступало лишь в тех случаях, когда звуковое раздражение производилось дольше чем за 20 секунд до светового раздражения. Эти изменения были тем сильнее, чем дальше (в пределах от 20 секунд до 1 минуты) действовал звук до светового раздражения. Точно также отчетливый вторичный слуховой последовательный образ от этих звуков, соответственно наблюде-

ниям Араповой и Клаас, получался большей частью лишь после 20-секундного действия и был тем интенсивнее, чем дольше продолжалось (до 1 минуты) звуковое раздражение (рис. 2).

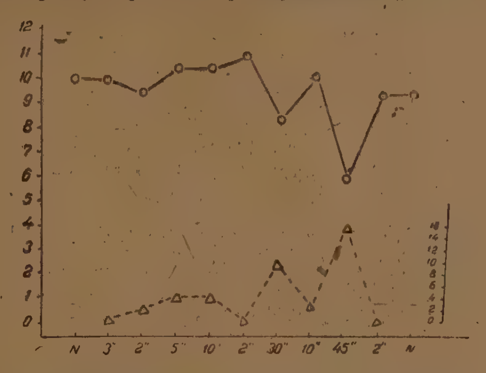


Рис. 2. Изменения продолжительности пуркиньевского последовательного образа и интенсивности вторичного слухового последовательного образа в зависимости от продолжительности звукового раздражения. Опыт от 5. I. 1940 г. Испытуемый Н. По оси ординат с левой стороны цифры отмечают продолжительность зрительного образа в секундах, с правой стороны — интенсивность вторичного слухового последовательного образа в дб. По оси абсцисс буквой N отмечается одно световое раздражение без звука; цифры указывают продолжительность (в секундах) звукового раздражения (1000 гц. — 90 дб.), даваемого до светового раздражителя

Обсуждение результатов

Таким образом, одновременное определение изменения зрительного последовательного образа под влиянием звука и интенсивности получаемого от данного звука вторичного слухового последовательного образа показало, что, действительно, в большинстве случаев эти два явления как-то связаны друг с другом. Если только звук какой-либо частоты и интенсивности вызывает резкое изменение зрительного последовательного образа, то от этого же звука после его прекращения развивается интенсивный вторичный слуховой последовательный образ. С другой стороны, звук, который не вызывает вторичного слухового последовательного образа или же последний получается слабее чем 8—10 дб., не вызывает и изменений в зрительном последовательном образе. Последнее положение особенно отчетливо выражено при раздражении звуками больших частот (выше 5000—6000 гц.). Эти звуки, в равной их громкости с другими (меньшими) частотами, после прекращения не давали вторичного слухового последовательного образа и, соответственно, не изменяли также течения зрительного последовательного образа. Таким образом, в изменении зрительного последовательного образа решающее значение имеет не громкость звука вообще, а интенсивность того процесса в слуховом анализаторе, который обусловливает в нем развитие вторичного слухового последовательного образа. Данное положение доказывается также следующим явлением: в первом сообщении были приведены данные, показывающие, что более сильные изменения в зрительном последовательном образе при действии зву-

ков равной громкости у одних испытуемых получаются от низких тонов (например, для испытуемого М. при 200—500 гц.), а у других от сравнительно высоких (например, для испытуемого Н. 1000—2000 гц.). Объяснение этому нашли лишь после определения интенсивности вторичного слухового последовательного образа. Оказалось, что у испытуемого М. при раздражении звуками различной частоты, но равной громкости, более интенсивные вторичные слуховые последовательные образы получаются от низких тонов, а у испытуемого Н., наоборот, более интенсивные слуховые последовательные образы получаются в диапазоне частот от 1000 до 2000 гц. (рис. 1).

Итак, и этот случай говорит в пользу того, что зрительный последовательный образ меняется не под влиянием непосредственно действующего звука, а в зависимости от какого-то состояния слуховой системы, возникающего вследствие звукового раздражения и дающего через определенное время после прекращения звука ощущение вторичного слухового последовательного образа. Это состояние наступает в известных (перечисленных выше) условиях звукового раздражения, по всей вероятности (Арапова и Клаас), в центральных элементах слуховой системы и имеет диффузный характер, так как в период раздражения одного уха ощущение известного шума получается и в другом ухе (спустя некоторое время после начала раздражения). Надо полагать, что при известной громкости и продолжительности действия звука вначале этот процесс возникает в слуховом анализаторе раздражаемого уха, но потом диффузно распространяется и на другие участки центральной нервной системы, влияя на них в смысле повышения возбудимости, тонизируя их, и поэтому возбуждения, а также их последействия, возникающие в других афферентных системах, в частности, в зрительной системе, протекают более интенсивно.

О характере такого измененного состояния раздражаемого слухового анализатора судить пока трудно. Что касается природы влияния на другие афферентные системы, в частности, зрительной системы, то, повидимому, тут мы имеем дело с диффузным распространением возбуждения, но оно не должно представлять собой распространение процесса возбуждения с очага раздражения на другие афферентные пути. Если бы это было так, то звуковое раздражение могло вызвать и зрительные ощущения, чего в наших опытах, в противоположность описанным разными исследователями явлениям фотизма, мы не наблюдали. Остается признать, что возбуждение должно итти по каким-то побочным путям, по таким путям, которые не вызывают возбуждения нервных элементов зрительной системы, но, находясь в тесной связи с последними, возможно, и электротонически изменяют их состояние, повышая в них возбудимость.

Таким образом, благоприятствующее взаимодействие между слуховой и зрительной системами, как это видно из наших опытов, осуществляется не во всех случаях, а только тогда, когда звуковое раздражение вызывает (неизвестные нам пока) изменения в центральной части данной афферентной системы, длящиеся известное время после прекращения звука и ощущаемые как вторичный слуховой последовательный образ.

Считая, что данное взаимодействие осуществляется благодаря интрацентральным изменениям, становятся понятными роль и значение изменения центральных участков зрительной системы в ощущении последовательного образа.

Выводы

В условиях стационарного светового раздражения изучалось благоприятствующее влияние различных звуков на течение пуркиньевского последовательного образа, и после прекращения данного звука определялась интенсивность получаемого вторичного слухового последовательного образа.

Сопоставление полученных результатов привело к следующим выводам:

1. Зрительный последовательный образ (пуркиньевский) под влиянием звуковых раздражений не изменяется в том случае, если после прекращения данного звука вторичный слуховой последовательный образ или не получается, или сказывается слабее 8—10 дб. Те звуки, которые благоприятствуют течению зрительного последовательного образа, после своего прекращения вызывают вторичный слуховой последовательный образ сильнее 8—10 дб.

2. Благоприятствующее влияние звуков на течение зрительного последовательного образа тем сильнее, чем более интенсивен вторичный слуховой последовательный образ, возникающий после прекращения данного звука.

3. На основании вышеизложенного следует считать, что как изменение течения зрительного последовательного образа, наступающее под влиянием звуков, так и возникновение вторичного слухового последовательного образа, отображают какой-то общий процесс, захватывающий слуховые и зрительные поля, а может быть и всю центральную нервную систему.

Физиологический институт
им. акад. И. П. Павлова
Академии Наук СССР

Поступило
11. VI. 1941

ЛИТЕРАТУРА

Арапова А. А. и Клаас Ю. А. Бюлл. эксп. биол. и мед., 10, 58, 1940.
Загорулько Л. Т. и Клаас Ю. А. Рефераты работ учреждений Отделения биологических наук Академии Наук СССР, 343, 1940.

S. P. NARIKASHVILI. INFLUENCE OF SOUND STIMULATION ON THE PROGRESS OF THE PURKINJE'S AFTERIMAGE

COMMUNICATION II

Summary

Under conditions of a stationary light stimulus the favourable influence of various sound frequencies was studied on the progress of the Purkinje's afterimage; simultaneously the intensity of the obtained secondary auditory afterimage was determined.

Comparison of the results obtained lead to the following conclusions:

1. The visual Purkinje's afterimage did not change under the influence of acoustic stimulations in case, when after the cessation of the sound the secondary auditory afterimage was either not obtained at all, or its intensities were below 8—10 db.

2. The favourable influence of sounds on the progress of the visual afterimage was the stronger, the more intensive was the secondary auditory afterimage after the sound had ceased.

3. On the basis of the above considerations it is believed that both the change in the progress of the visual afterimage occuring under the influence of sounds, and the appearance of the secondary auditory afterimage are reflecting a certain general process in the central nervous system which breaks the boundaries between visual and auditory fields.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 3, 1944 Classe des sciences biologiques

Н. А. ВЕРЖБИНСКАЯ

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДЫХАТЕЛЬНОЙ ФУНКЦИИ КРОВИ РЕПТИЛИЙ

(Представлено академиком Л. А. Орбели)

Настоящая работа связана с серией работ, посвященных изучению эволюции крови, которые велись в Физиологическом институте им. И. П. Павлова под руководством проф. Е. М. Крепса.

Перед нами стояла задача изучить особенности дыхательной функции крови рептилий в связи с их филогенетическим положением, биологией, анатомическими особенностями дыхательного аппарата.

Рептилии являются первым настоящим наземным классом позвоночных, между ними и амфибиями проходит граница, разделяющая водных и наземных позвоночных. В классе рептилий впервые появляется разделение крови на венозную и артериальную, вначале еще неполное—часть крови смешивается в желудочке, но у высших представителей класса рептилий кровь уже полностью разделена на артериальную и венозную.

Изучение дыхательных свойств крови рептилий представляет интерес потому, что у рептилий впервые появляется исключительно легочное дыхание и теряет свое значение кожное дыхание.

Наши исследования проведены на трех видах рептилий: ящерице (Agama caucasica), безногой ящерице (желтопузик) (Ophysaurus apus) и болотной черепахе (Emys orbicularis). Обе ящерицы — наземные животные, черепаха ведет водный образ жизни. Подобно всем рептилиям, они на зиму впадают в спячку.

Локомоторная активность у них различна. Ящерица (Agama) — очень подвижный зверек, стремительно бегает, но быстро утомляется. Желтопузик более медлителен, но может совершать большую мышечную работу в течение длительного промежутка времени. Черепаха—медленно движущееся, сильное животное с большой массой мышечной ткани.

Механизм дыхания у этих животных тоже различен. У ящериц существует реберное дыхание (Buddenbrock). Ребра у них совершают большие экскурсии и сильно увеличивают объем грудной полости. Благодаря этому легкие у них хорошо вентилируются. У черепах механизм дыхания весьма сходен с таковым у амфибий. При вдохе основную роль играют глотательные движения. Реберное дыхание у них отсутствует вследствие неподвижного сращения ребер со спинным панцырем. В дыхании у черепах принимают совместное участие три механизма: 1) глотательные движения, как у амфибий, 2) ритмические движения конечностей и 3) деятельность некоторых мышц живота. Кроме того, в самой ткани легкого у черепахи имеются поперечно-полосатые мышечные волокна (m. m. pulmonales),

расположенные на вентральной поверхности легкого в виде отдельных тяжей.

Во вдохе главное участие принимают глотательные движения. Воздух наполняет глоточный мешок и при закрытых носовых отверстиях отжимается в легкие (Buddenbrock). Если затормозить глотательные движения, то вдох осуществляется при помощи движений поясов конечностей, главным образом плечевого. Участие этих движений в дыхании черепахи особенно хорошо видно на животном, лежащем на спине.

В акте выдоха, кроме движений конечностей, участвуют мышцы живота и легочные мышцы.

Можно думать, что при таком устройстве дыхательного аппарата легкие у черепахи вентилируются недостаточно и парциальное давление кислорода в них ниже, чем в легких высших позвоночных. Можно было ожидать, что в свойствах крови черепах мы найдем особенности, компенсирующие недостаточность их дыхательного аппарата.

Методика

У ящериц кровь бралась прямо из сердца. Обе аорты перевязывались, сердце обмывалось раствором щавелево-кислого натрия, в верхушке его делался надрез и кровь собиралась в охлажденную пробирку, стоящую во льду. У желтопузика и черепахи мы брали кровь через канюлю, вставленную в аорту. Для этого у черепахи трепаном просверливали отверстие в брюшном панцыре, обнажали сердце и дуги аорты.

Для определения in situ артериальную кровь брали из a. subclavia в пробирку под парафиновое масло. Венозную кровь брали из a. pulmonalis. Пробирку доверху доливали парафиновым маслом и закрывали пробкой без пузырька воздуха. Для измерения pH отдельную порцию крови брали из артерии под парафин в сосудик для измерения и немедленно производили определение pH.

Определение содержания газов в крови производилось в манометрическом аппарате Van Slyke. Анализ производился в 1 см³ крови черепахи и желтопузика и в 0,2 см³ крови ящерицы.

Сатурация производилась в сатураторах Barcroft емкостью в 250 см³ в течение 20 минут при 18°C. Одновременно заряжался только один сатуратор, остальная кровь хранилась в леднике. В опытах с восстановленной кровью вся кровь помещалась в сатураторе с азотом и хранилась в снегу. Давление в сатураторе приводилось к атмосферному. По окончании сатурации кровь переводилась в пипетку Ostwald и сразу же в камеру аппарата Van Slyke.

Газовые смеси составлялись при помощи тонометра Fridericia и контролировались в аппарате Haldane.

pH измерялось стеклянным электродом системы Mac Innes и Dole. Вся работа по измерению pH проведена А. А. Смирновым, которому приношу здесь свою глубокую благодарность.

Содержание гемоглобина проверялось колориметрически в гемоглобинометре Bürker.

Работа проводилась зимой 1935—1936 г. (ноябрь—апрель). Ящерицы жили в лаборатории в тепле и в спячку не впадали. Они почти не ели и были вялыми. Желтопузики хорошо жили в лабораторных условиях. Черепах мы покупали отдельными партиями в течение зимы в состоянии, близком к спячке. В лабораторной температуре они становились более активными, начинали есть и хорошо выживали.

Результаты исследований

Кровь рептилий содержит ядерные эритроциты овальной формы. Данные о числе эритроцитов, объеме их и объеме одного эритроцита представлены в табл. 1.

Dill и Edwards указывают, что у крокодила объем одного эритроцита в 3 раза больше, чем у человека, и количество гемоглобина в одном объеме эритроцитов равно 95% от количества гемоглобина в одном объеме эритроцитов человека. Таким образом, крокодил занял бы в таблице место между ящерицей и аллигатором. Объем эрит-

роцитов в крови ящериц очень постоянен, колебание в отдельных опытах не превышает 5%; в крови черепах объем эритроцитов чрезвычайно изменчив, у отдельных черепах он составляет 15 –30% объема крови.

Таблица 1

Вид	Число эритроцитов в мм³ крови	Объем эритроцитов в % к объему крови	Объем одного эритроцита мм³	Содержание Hb в крови %	Содержание Hb в 1 см³ эритроцитов в г	Автор
Emys orbicularis	520 000	26.1	50.10^{-8}	6.9	0.265	Вержбинская
Ophysaurus apus	894 000	26.4	$29.5 \cdot 10^{-8}$	7.80	0.296	"
Agama caucasica	1 012 000	27.0	$26.6 \cdot 10^{-8}$	8.20	0.304	"
Pseudemis concinna	—	16.4	—	6.03	0.370	Redfield и
					0.62	Southword
Аллигатор	850 000	14.5	17.10^{-8}	9.0		Hopping
Человек	5 500 000	40	$7.2 \cdot 10^{-8}$	14—15	0.37	Hopping

Соответственно изменению объема эритроцитов изменяется и кислородная емкость крови, хотя строгого совпадения здесь не наблюдается. В табл. 2 приведены величины кислородной емкости и объема эритроцитов по отдельным опытам.

Таблица 2

Болотная черепаха			Желтопузик			Ящерица		
Объем эритроцитов %	Кислородная (O_2) емкость % v	Отношение $O_{2\,емк.}/v_{эритроцитов}$	Объем эритроцитов %	Кислородная (O_2) емкость % v	Отношение $O_{2\,емк.}/v_{эритроцитов}$	Объем эритроцитов %	Кислородная (O_2) емкость % v	Отношение $O_{2\,емк.}/v_{эритроцитов}$
22.6	8.85	0.391	24.1	9.65	0,400	26.8	12.42	0.463
19.0	8.22	0.432	29.6	12·0	0,405	29.5	11.02	0.373
28.3	9.2	0.325	19.3	7.73	0,400	27.8	11.29	0.406
27.3	8.82	0.323				27.5	11.95	0.435
25.4	9.65	0.380						
30.0	11.4	0.380						
22.0	9.40	0.427						
	Среднее	0.387			0.400			0.419

Среднее количество кислорода, связываемое 1 см³ эритроцитов меньше всего у черепахи (0,387 см³), что вполне согласуется с тем, что концентрация гемоглобина в эритроцитах черепахи ниже, чем у ящериц. По данным Redfield и Southword у сухопутной черепахи Pseudemis concinna 1 см³ эритроцитов связывают около 0,5 см³ кислорода, т. е. то же количество, которое связывает 1 см³ эритроцитов человека. Судя по величинам кислородной емкости и объема эритроцитов, концентрация гемоглобина в эритроцитах Psuedemis concinna равна концентрации его в эритроцитах человека.

Суммируя приведенные данные, мы можем отметить различие в свойствах крови болотной черепахи, с одной стороны, и наземных ящериц (Agamae и желтопузик) — с другой. Кровь болотной черепахи содержит наиболее крупные эритроциты, число их значительно меньше, чем у ящериц.

Содержание гемоглобина в крови болотной черепахи значительно ниже, чем у ящериц. И, наконец, концентрация гемоглобина в единице объема эритроцитов черепахи также меньше, чем у ящериц.

Перенос кислорода кровью рептилий

На рис. 1 приведены кривые диссоциации оксигемоглобина в цельной крови черепахи, желтопузика и ящерицы (Agama). Кривые эти получены при напряжении угольной кислоты — 40 мм Hg и температуре — 18°C.

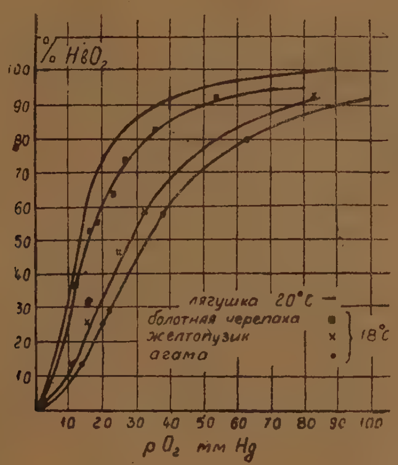


Рис. 1. Кривые диссоциации оксигемоглобина в крови рептилий. Напряжение $CO_2 = 40$ мм, $t° = 18°C$

Здесь мы наблюдаем отчетливое различие крови болотной черепахи и крови обеих ящериц.

Кровь черепахи обнаруживает наибольшее сродство к кислороду; диссоциационная кривая оксигемоглобина ее имеет наиболее крутой подъем и расположена левее диссоциационных кривых ящериц. Называя через t_{50} то напряжение кислорода, при котором гемоглобин крови восстановлен на 50% ([HbO₂] = [Hb]), получаем следующее соотношение:

болотная черепаха	$t_{50} = 15$	мм Hg
желтопузик . . .	$t_{50} = 28-29$	„ „
ящерица (Agama)	$t_{50} = 34$	„ „

Факт этот мог бы свидетельствовать о качественном различии гемоглобина черепахи и ящериц, если бы все диссоциационные кривые были получены при одной и той же реакции крови. В действительности же при 40 мм напряжения CO_2 pH крови черепахи равен 7.56; pH крови желтопузика колеблется от 7.2 до 7.3 и pH крови ящерицы (Agama) от 7.16 до 7.20. Кровь черепахи, следовательно, отличается щелочной реакцией, и это свойство может определять повышенное сродство гемоглобина к кислороду, так как нам хорошо известно, что сдвиг реакции среды в щелочную сторону повышает сродство гемоглобина к кислороду.

Диссоциационные кривые оксигемоглобина математически выражаются уравнением Hill: $\frac{y}{100-y} = Kx^n$, где y — % HbO_2, $(100-y)$ — % Hb, x — напряжение O_2 в мм Hg, K — константа равновесия обратимой реакции оксигенации гемоглобина, определяющая положение диссоциационной кривой на системе координат, n — степень агрегации гемоглобина, т. е. число молекул гемоглобина, связанных в комплекс, реагирующий с кислородом как химическая единица; n определяет форму диссоциационной кривой, степень ее S-образного изгиба. При изменении K изменяется сродство гемоглобина к кислороду, т. е. диссоциационные кривые смещаются на системе координат. Форма их при этом остается неизменной. Изменение величины n отражается на форме диссоциационной кривой и указывает на изменение коллоидно-химического состояния гемоглобина.

Для того, чтобы установить, изменяется ли форма диссоциационной кривой оксигемоглобина, нужно вычислить n. Мы воспользовались при этом графическим способом расчета.

Уравнение Hill в логарифмированном виде является уравнением прямой:

$$\lg \frac{y}{100-y} = \lg K + n \lg x,$$

где n является тангенсом угла наклона этой прямой к оси абсцисс. Откладывая по оси абсцисс величины $\lg x$, а по оси ординат $\lg \frac{y}{100-y}$, мы получаем эту прямую и вычисляем n.

Для цельной крови черепахи величина n оказывается очень постоянной на всем протяжении диссоциационной кривой оксигемоглобина. При напряжении $CO_2 = 40$ мм Hg, n для крови черепахи $= 1.9$. В крови ящериц (Agamae и желтопузик) в тех же условиях $n = 2.2$, и величина эта тоже не изменяется на всем протяжении диссоциационной кривой.

Таблица 3

Величины n и K для крови черепахи и ящериц

Вид	t°C	p_{CO_2} мм Hg	p_{O_2} мм Hg	n	K
Emys orbicularis	18	40	10.50	1.9	0.0052—0.0068
	28	40		1.9	0.0014—0.0016
	38	40		1.9	0.0007
Emys orbicularis	18	10		2.0	0.0126
	18	40	10.50	1.9	0.0052—0.0068
	18	70		1.7	0.0047—0.0050
Agama caucasica	18	20		2.2	—
	18	35	10.45	2.2	0.0004
	18	70		2.17	0.0003

Из таблицы видно, во-первых, что величина n в крови одного и того же вида животных изменяется лишь при сильном увеличении напряжения CO_2 и, во-вторых, что кровь черепахи и ящериц отчетливо различается по величине n: кровь ящериц имеет n, совпадающую с величиной n для крови человека (2.2); кровь черепахи имеет величину n, меньшую (1.9), причем при увеличении напряжения CO_2 в ней, т. е. при приближении ее реакции к реакции крови ящериц, n еще уменьшается, доходя до 1.7. Этот факт дает основание полагать, что n характеризует свойства крови, именно коллоидно-химические свойства гемоглобина данного вида животных, которые оказались различными у черепахи и ящериц.

На рис. 2 представлено влияние CO_2 на сродство к кислороду крови рептилий. Увеличение содержания CO_2 вызывает смещение диссоциационных кривых вправо, т. е. понижает сродство гемоглобина к кислороду подобно тому, как это происходит в крови млекопитающих. Табл. 4 содержит величины t_{50} при разных напряжениях CO_2 при 18°.

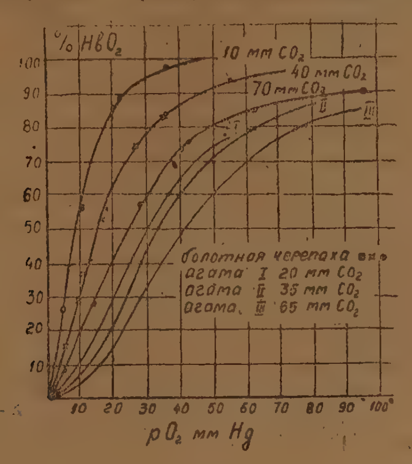


Рис. 2. Влияние напряжения CO_2 на диссоциацию оксигемоглобина в крови черепахи и ящериц. $t = 18°C$

Таблица 4

Вид	p_{CO_2} мм Hg	t_{50} мм Hg
Emys orbicularis	10	9
	40	16
	70	24
Agama caucasica	20	30
	35	34
	65—70	43

Влияние температуры на сродство гемоглобина к кислороду исследовалось только для крови черепах. Данные эти представлены на рис. 3.

Влияние температуры выражено больше в средней части кривой при напряжениях кислорода 20—50 мм Hg. Температурный коэффициент (изменение величины K при изменении температуры на 10°C) больше при низких температурах. Так, в интервале температуры 18—28° величина K уменьшается в 4 раза; в интервале же 28—38° величина K уменьшается в 2 раза. По величине температурного коэффициента черепаха близка к амфибиям. У лягушки в интервале 15—38° изменение температуры на 10° в среднем уменьшает величину K в 2,5 раза, у черепахи — в среднем в 3 раза, у человека — в 6,5 раз.

В табл. 5 представлены величины t_{50}, n и K для крови черепах при разных температурах ($p_{CO_2} = 40$ мм Hg).

Сравнительно высокий температурный коэффициент реакции оксигенации гемоглобина черепахи, вероятно, способствует связыванию O_2 в легких во время зимней спячки, когда снабжение животного

кислородом крайне недостаточно, вследствие отсутствия движений и связанной с ними вентиляции легких.

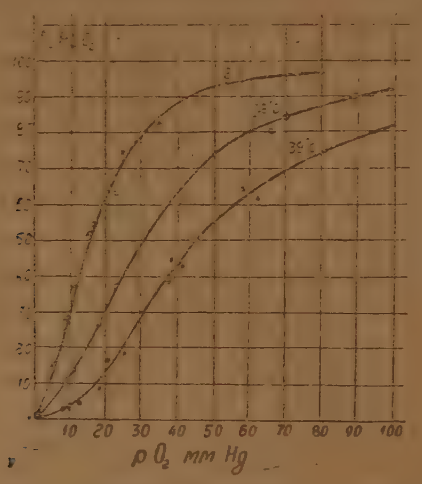


Рис. 3. Влияние температуры на диссоциацию оксигемоглобина в крови болотной черепахи. Напряжение $CO_2 = 40$ мм

В этом случае за счет только пониженной температуры вдыхаемого воздуха может быть обеспечена достаточно высокая сатурация крови. Весьма вероятно, что и в процессе отдачи кислорода тканям влияние температуры способствует более полному использованию кислорода крови.

Таблица 5

t°C	t_{50} мм Hg	K	n
18	16	0.0060	1.9
28	30	0.0015	1.9
38	45	0.0007	1.9

Описанные свойства гемоглобина черепахи: высокий температурный коэффициент реакции связывания O_2 и значительное влияние CO_2 обеспечивают животному возможность более полного использования связанного кислорода.

В табл. 6 приведены данные о состоянии крови черепахи in situ.

Таблица 6

Дата опыта	t°C	Содержание O_2 % v	Содержание CO_2 % v	pH	% сатурации Hb	pO_2 мм Hg	pCO_2 мм Hg	O_2 емк. % v	Примечание
					Артериальная кровь				
21.III	19	8.29	83.19	7.65	87.2	45	31—35	9.5	
22.III	„	10.86	74.9	7.73	100	70	25—28	10.8	
28.III	„	8.08	86.73	—	76	35	—	10.62	
28.III	„	6.91	88.17	7.54	73	30	40—47	9.43	
31.III	„	8.66	97.64	7.61	94	60	34—39	9.64	
					Венозная кровь				
21.III	19	2.01	84.7	7.51	23	10	44—50	8.69	
22.III	„	3.07	77.08	7.68	32	10—11	28—34	9.51	
27.III	„	0.69	89.97	7.42	7	6	55—65	9.33	Сильная асфиксия
					Смешанная кровь				
27.III	19	6.03	70.48	7.42	46.7	22	55—63	12.45	Черепаха
27.III	„	5.04	70.4	7.46	45.1	22—25	50—57	11.18	сильно
31.III	„	5.02	96.7	7.67	63,5	22—25	30—34	7.90	сопротивлялась

В графах 3, 4, 5 и 9 даны величины, непосредственно измеренные. В графах 6, 7 и 8 величины получены путем расчета и сопоставления с диссоциационными кривыми O_2 и CO_2.

Пример расчета: опыт 21.III, артериальная кровь in situ, $v_{O_2} = 8.29\% v$; $O_{2 емк.} = 9.5\% v$; % сатурации $Hb = 87.2\%$; $pH = 7.65$.

Из кривой, выражающей зависимость p_{CO_2} — pH находим, что pH = 7.65 соответствует $p_{CO_2} = 40-47$ мм; из диссоциационной кривой O_2 при 40 мм CO_2 находим, что 87.2% сатурации соответствуют $p_{O_2} = 45$ мм.

В графе 9 цифры кислородной емкости, отмеченные звездочкой, получены путем пересчета содержания гемоглобина по Bürker на кислородную емкость, которая в этих опытах не определялась. Для пересчета принималось, что 1 г Hb (по Bürker) связывает в среднем 1.49 см³ O_2.

Из этой таблицы мы видим, что артериальная кровь черепахи насыщена O_2 в среднем на 80—100%, а венозная на 20—30%, т. е. что 55—70% связанного O_2 используется животным.

У млекопитающих только 40% связанного кислорода используется тканями.

Перенос угольной кислоты

На рис. 4 представлены диссоциационные кривые CO_2 крови рептилий. Кривые эти распадаются на две группы: в одну группу входят диссоциационные кривые обеих ящериц, в другую—кривые черепах.

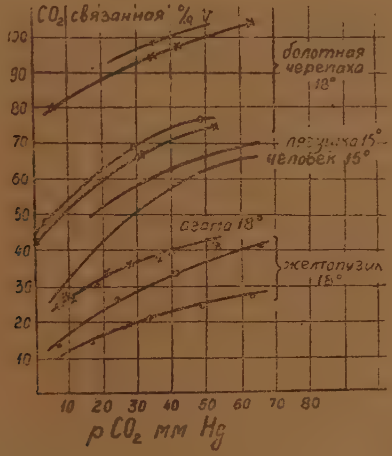


Рис. 4. Кривые диссоциации CO_2 в крови рептилий
X — окисленная кровь
● — восстановленная кровь

Диссоциационные кривые ящериц характеризуются низким щелочным резервом и пологим ходом. Щелочной резерв в крови ящериц при 18° C (т. е. количество связанной CO_2 при 40 мм напряжения CO_2 в газовой смеси) равен: 35—37% у желтопузика и 36—40% у Agama. Пологий ход диссоциационных кривых CO_2 Redfield связывает с низкой концентрацией Hb в крови, т. е. с недостаточным запасом основного буфера, который не может связать всех оснований, освобождающихся при гидролизе бикарбоната. Поэтому уменьшение напряжения CO_2 в атмосфере сопровождается относительно малым снижением в содержании связанной CO_2 в крови, вследствие чего наблюдается в таких случаях пологий ход доссоциационных кривых (рис. 4).

Щелочной резерв в крови ящериц непостоянен, однако, колебания его величины относительно невелики, особенно у Agamae, и находятся в полном соответствии с концентрацией Hb в крови, т. е. щелочной резерв несколько выше в крови, содержащей большее количество гемоглобина и наоборот.

У желтопузика щелочной резерв колеблется более значительно, чем у Agamae, но и у него эти колебания следуют за изменениями в концентрации Hb.

В табл. 7 приведены величины щелочного резерва в окисленной крови ящериц по отдельным опытам.

Таблица 7

Agama				Желтопузик			
Дата	p_{CO_2} мм Hg	v_{CO_2} % v	O_2 емк. % v	Дата	p_{CO_2} мм Hg	v_{CO_2} % v	O_2 емк. % v
23. XI	40	39.6	11.74	21. XII	40	23.0	6.66
26. XI	39.5	36.1	10.52	25. XII	40	34.0	8.57
5. XII	38.0	35.7	11.02	25. XII	40	37.0	8.67
14. XII[1]	36.0	37.4	—	14. IV	39	26.0	6.00

Совсем иной характер диссоциационных кривых CO_2 мы наблюдаем у болотной черепахи. Щелочной резерв в крови черепахи очень высокий и непостоянный.

При 18°C и 40 мм CO_2 кровь отдельных черепах содержала 70—100% связанной CO_2.

В табл. 8 приведены величины щелочного резерва черепахи при разных температурах.

Таблица 8

$t = 18$°C. Окисленная кровь болотной черепахи

Дата	p_{CO_2} мм Hg	v_{CO_2} % v	[Hb] %
17. I	40	83	7.5
20. I	„	88	5.34
25. I	„	71	6.24
29. I	„	92	6.85
2. II	„	104.5	5.9
13. II	„	78.0	8.0
15. II	„	96.4	6.27
17. II	„	97.6	4.45

$t = 38$°C. Окисленная кровь болотной черепахи

Дата	p_{CO_2} мм Hg	v_{CO_2} % v	[Hb] %
4. III	40.5	72.1	6.73
7. III	39	62.8	6.51
9. III	38	74.05	6.6
10. III	43.5	63.8	7.0

[1] Восстановленная кровь.

Из таблицы видно, что колебания в величине щелочного резерва не стоят ни в какой связи с колебанием в концентрации гемоглобина в крови черепахи.

Другой характерной особенностью крови черепахи, получающейся в результате несоответствия между малой концентрацией Hb в крови и высоким содержанием бикарбоната, оказывается существование у нее очень больших количеств остаточной CO_2. При нулевом напряжении CO_2 во внешней среде, в крови черепахи остается еще от 40 до 78% *v* связанной CO_2. Обе эти особенности крови черепах—высокий и непостоянный щелочной резерв—и наличие больших количеств остаточной CO_2 наблюдали и Southword и Redfield на крови сухопутной черепахи (Pseudemis concinna), причем эти свойства наблюдаются только на крови черепахи; ни один из других представителей класса рептилий ими не обладает.

Среди других классов животных только амфибии обладают тоже высоким щелочным резервом крови. По данным Wastl и Seliskar, щелочной резерв крови лягушки при 15°C около 60—70% *v* CO_2, причем авторы отмечают, что $CO_{2\,емк.}$ крови лягушки не уменьшается при понижении в ней концентрации гемоглобина. На этом основании авторы делают вывод, что гемоглобин у лягушки не играет той роли в процессе транспорта CO_2, которую он играет в крови млекопитающих. Свойства крови черепах в этом отношении ближе к свойствам крови амфибий, чем к свойствам крови других, ныне живущих представителей класса рептилий.

Можно говорить, таким образом, о существовании двух различных типов крови внутри класса рептилий.

В одном случае, у черепахи, этот тип крови получен по наследству от амфибий, он характеризуется высоким щелочным резервом, непостоянством его и отсутствием соответствия между величиной щелочного резерва и концентрацией гемоглобина в крови.

Другой тип крови, обнаруженный у ящериц, характеризуется относительно низкой и более постоянной величиной щелочного резерва и полным соответствием между величиной его и концентрацией гемоглобина. Этот тип свойственен млекопитающим.

Распределение CO_2 между эритроцитами и плазмой крови у черепахи

На рис. 5 представлены диссоциационные кривые CO_2 для цельной крови и истинной плазмы черепахи. Пунктирная кривая дает содержание CO_2 в объеме плазмы, заключенной в 100 объемах цельной крови. На долю эритроцитов приходится относительно незначительное количество CO_2 (рис. 5).

В табл. 9 представлены данные о распределении CO_2 между эритроцитами и плазмой

При 40 мм CO_2 и 18°C 100 см³ эритроцитов черепах связывают 40—51 см³ CO_2. При том же напряжении CO_2 и 38°C 100 см³ эритроцитов человека связывают только 29.2 см³ CO_2 (Henderson, Bock, Field и Stoddard). Southword и Redfield для сухопутной черепахи получили 44 см³ CO_2 на 100 см³ эритроцитов.

При приведении крови человека и черепахи к одинаковым условиям все же сохраняется большая $CO_{2\,емк.}$ эритроцитов черепахи, равная 9% *v* CO_2. Эту разницу можно объяснить высокой концентрацией бикарбонатов в плазме черепахи, которая по закону Доннана должна отразиться и на содержании бикарбонатов внутри эритро-

цита. Из табл. 9 видно, что эритроциты болотной черепахи связывают тем больше CO_2, чем выше концентрация бикарбоната в плазме.

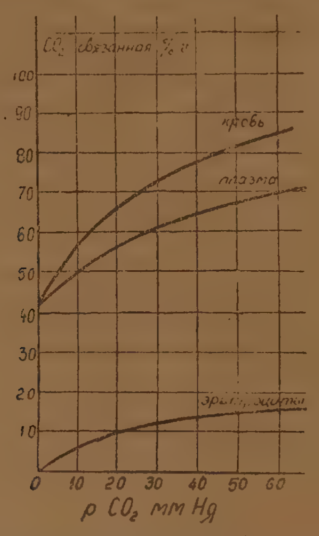


Рис. 5. Распределение CO_2 в цельной крови, истинной плазме и эритроцитах болотной черепахи. Окисленная кровь $t° = 18°C$

Можно привести еще одно возможное объяснение высокой CO_2 емк. эритроцитов черепахи, — это непосредственное связывание CO_2 гемоглобином в форме карбаминовых соединений. В этой работе нет фактического материала для подтверждения данного предположения, есть только ряд косвенных указаний.

Таблица 9

Окисленная кровь						Восстановленная кровь					
Дата	p_{CO_2} мм Hg	v_{CO_2} эритроцитов % v	v_{CO_2} крови % v	Объем эритроцитов %	v_{CO_2} в 100 объемах эритроцитов % v	Дата	p_{CO_2} мм Hg	v_{CO_2} эритроцитов % v	v_{CO_2} крови % v	Объем эритроцитов %	v_{CO_2} в 100 объемах эритроцитов % v
27. I	40	10.7	51.8	27.3	39.2	4. II	20	4.6	78.3	13.6	33.8
29. II	39.4	10.25	91.8	24.0	42.3	7. II	20	6.5	79.5	23.6	27.51
2. II	40	11.1	104.7	22	50.9	10. II	20	10.7	70.9	28.2	37.94
13. II	40	14.0	78.0	30.2	46.3	10. II	40	12.8	80.0	28.2	45.4

Работами ряда авторов за последние годы установлено несомненное наличие в тельцах крови карбаминовых соединений и показано, что количество их возрастает при понижении t, при сдвиге реакции крови в щелочную сторону и при увеличении содержания восстановленного гемоглобина (Ferguson и Roughton).

Условия, существующие в крови черепах — щелочная реакция, низкая t, малая степень окисленности крови, — создают возможность для образования большего количества карбаминовых соединений, в

сравнении с кровью млекопитающих и весьма вероятно, что высокая CO_2 емк. эритроцитов черепахи объясняется отчасти тем, что значительная часть CO_2 эритроцитов является карбаминовой CO_2.

pH

Черепаха отличается от других представителей рептилий и по pH крови и по буферным свойствам ее (табл. 10).

Таблица 10

Вид	p_{CO_2} мм Hg	pH	t°C	Автор
Черепаха болотная	40	7.55	18	Вержбинская
Лягушка	40	7.30	15	Wastl и Seliskar
Агама	40	7.15	18	Вержбинская
Желтопузик	40	6.98	19	»

Характерным для черепахи является щелочная реакция крови, резко отличающаяся от реакции крови ящериц. На рис. 6 представлены кривые зависимости pH — p_{CO_2} в окисленной крови рептилий и лягушки.

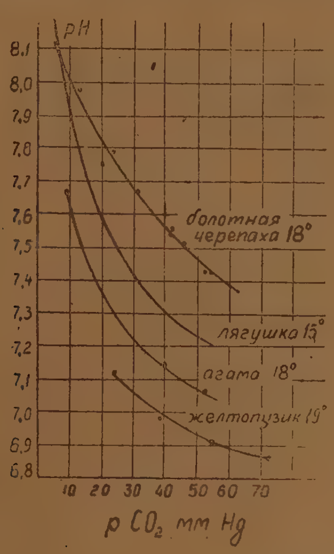


Рис. 6. Зависимость pH — p_{CO_2} в крови рептилий

Высокие буферные свойства крови черепахи в сравнении с кровью ящериц отчетливо видны на рис. 7, где представлена зависимость между объемом связанной CO_2 в крови и концентрацией Н-ионов в абсолютных величинах. При этой форме изображения угол наклона прямой к оси абсцисс характеризует буферные свойства крови.

Обсуждение полученных результатов

Кровь болотной черепахи и кровь ящериц—желтопузика и агамы—принадлежат к двум различным типам. Особенностью крови черепахи является малая концентрация гемоглобина и высокое сродство

его к кислороду, выражающееся в крутой, почти гиперболической форме кривой диссоциации его. Этим же характеризуется и кровь амфибий (лягушки).

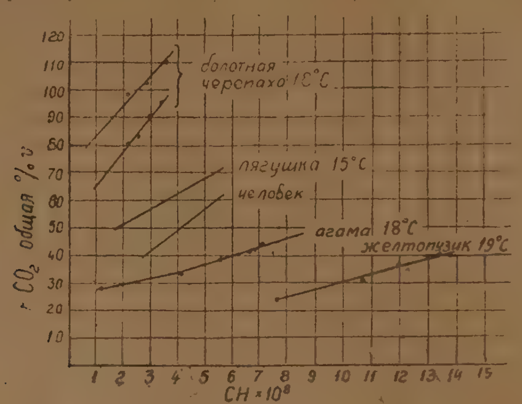


Рис. 7. Зависимость $c_H - v_{CO_2}$ в крови рептилий

Нам представляется, что описанные свойства крови указывают на слабое участие гемоглобина в снабжении тканей кислородом в условиях нормального физиологического состояния животного.

Крутая, почти гиперболическая форма диссоциационной кривой оксигемоглобина амфибий и болотной черепахи лишает Hb возможности освобождать кислород в нормально дышащих тканях. Лишь в случае экстренной потребности: при увеличении интенсивности обмена, при резком падении напряжения кислорода в тканях, при сильном закислении тканей — такой гемоглобин может начать отдавать свой кислород. Он служит в качестве запасного депо кислорода на случай повышенного запроса организма.

У болотной черепахи гемоглобин, чрезвычайно близкий по своим свойствам и форме диссоциационной кривой к гемоглобину амфибий, значительно чаще используется как источник кислорода, вследствие несовершенства ее дыхательного аппарата. Нормальная дыхательная деятельность черепахи связана с частыми и длительными задержками дыхания, с недостаточной вентиляцией легких; таким образом у черепахи в норме создаются условия, в которых ее оксигемоглобин может освобождать кислород. Данные о содержании кислорода в артериальной и венозной крови черепахи показывают, насколько полно черепаха в состоянии асфиксии может использовать кислород, связанный с гемоглобином.

Совершенно своеобразным представляется и обмен угольной кислоты в крови черепахи.

Необычайно высокая концентрация бикарбонатного буфера и связанная с нею значительная забуференность крови черепахи обеспечивают животному возможность поддержания постоянства реакции крови, без участия или, вернее, при незначительном участии физиологических регуляторных механизмов. В этом отношении кровь черепахи можно охарактеризовать как „древний“ тип крови, в котором поддержание относительного постоянства состава ограничено физико-химическими системами, содержащимися в самой крови. Физиологически же регулирующие системы (выделительный аппарат) и белковый буфер (дыхательный пигмент) участвуют лишь как подсобные

механизмы на случай экстренной потребности организма. Черепаха находится в особо невыгодных условиях в сравнении с амфибиями, так как у нее отсутствует кожное дыхание, посредством которого у амфибий выделяется главная масса угольной кислоты, и мы видели, что концентрация бикарбоната в крови черепахи значительно выше, чем у лягушки, и буферные свойства крови выражены сильнее.

Кровь ящериц относится к другому, наземному типу. Характеризуется она в основном все возрастающим участием гемоглобина в дыхательной деятельности. Концентрация гемоглобина в крови увеличивается, диссоциационная кривая его приобретает S-образную форму, свойственную оксигемоглобину всех высших наземных позвоночных и наиболее выгодную для использования связанного кислорода животными, обладающими интенсивным дыхательным обменом.

Обмен угольной кислоты в крови ящериц совершается по тому же типу, как и в крови высших позвоночных, т. е. при косвенном участии гемоглобина, как амфолита, связывающего основания, освобождающиеся при гидролизе бикарбоната в легких, и освобождающего их при образовании бикарбоната в тканях.

Концентрация бикарбоната в крови ящериц невелика. Величины щелочного резерва близки (несколько ниже) к тем, которые мы наблюдаем в крови высших животных. Забуференность крови ящериц значительно меньше, чем крови черепахи. Словом, кровь ящериц, как физико-химическая система, обладает значительно меньшей буферной емкостью в сравнении с кровью черепахи. Преобладающее значение для поддержания постоянства реакции крови приобретает физиологическая регуляция со стороны дыхательного центра, а в самой крови основным наиболее важным веществом, определяющим как дыхательные свойства крови, так и ее буферную способность, становится гемоглобин.

Кровь ящериц отличается от крови высших животных более кислой реакцией, менее выраженными буферными свойствами, пологой формой кривых диссоциации угольной кислоты.

Все это связано с тем, что концентрация гемоглобина в крови ящериц ниже, чем в крови высших позвоночных. Дальнейшая эволюция пошла по пути увеличения концентрации гемоглобина.

Выводы

1. Исследовались особенности дыхательной функции крови болотной черепахи (Emys orbicularis) и двух ящериц (Ophysaurus apus и Agama caucasica).

2. Основными свойствами крови болотной черепахи являются: малая концентрация гемоглобина, высокий и непостоянный щелочной резерв, щелочная реакция крови и высокая степень забуференности ее. Своеобразной особенностью крови черепахи является существование огромных количеств остаточной угольной кислоты.

3. Кровь черепахи обладает очень высоким сродством к кислороду. Диссоциационная кривая оксигемоглобина в крови черепахи почти лишена S-образного изгиба и по форме своей близка к диссоциационной кривой оксигемоглобина амфибий. Это дает основания предполагать и сходство функций гемоглобина у обеих групп животных, как дополнительного резерва кислорода.

4. Кровь ящериц обладает рядом свойств, сближающих ее с кровью высших наземных позвоночных.

Концентрация гемоглобина в крови ящериц выше, чем у черепахи. Сродство к кислороду, форма диссоциационной кривой оксигемоглобина, реакция крови — все эти величины близки или совпадают с таковыми для крови высших позвоночных.

5. Кровь ящериц характеризуется низким и устойчивым по величине щелочным резервом и малой, в сравнении с черепахой, степенью забуференности.

6. Внутри класса рептилий мы встречаем переход от типа крови, характерной для водных холоднокровных животных, к типу, свойственному наземным позвоночным.

В заключение приношу глубокую благодарность проф. Е. М. Крепсу за внимательное руководство и дружескую помощь в работе.

Физиологический институт
им. акад. И. П. Павлова
Академии Наук СССР

Поступило
27.IV. 1941

ЛИТЕРАТУРА

Матвеев Б. С. Курс зоологии, М., 1936.
Barcroft J. Haemoglobin, Cambridge, 1928.
Bock A. V., Field H., Adair G. S. J. of Biol. Chem., 59, 2, 1924.
Buddenbrock. Grundriss d. vergleichende Physiologie, 1928.
Collip J. B. J. Biol. Chem., 46 57, 1921.
Dill D. B. & Edwards H. T. J. Biol. Chem., 90, 515, 1931.
Douglas C. G., Haldane J. S. & Haldane J. B. S. J. Physiol., 44, 275, 1912.
Ferguson J. K. W. & Roughton F. J. W. J. of Physiol., 83, 1, 87, 1935.
Henderson L. J., Bock A. V., Field H., Stoddard J. L. J. Biol. Chem., 59, 379, 1924.
Hopping A. Amer. J. of Physiol., 66, 1, 145, 1923.
Macela J. & Seliskar A. J. of Physiol., 60, 428, 1925.
Redfield A. C., 1934.
Southword F. C. & Redfield H. C. J. of Gener. Physiol., 9, 4, 1926.
Van Slyke D. and Stadie W. C. J. Biol. Chem., 49, 1921.
Wastl H. & Seliskar A. J. of Physiol., 60, 264, 1925.
Wilson J. Cell. and Comparativ. Physiol., 13, 315, 1939.
Wolvekamp H. P. Z. f. vergleichende Physiol., 16, L, S. 1, 1932.

N. A. VERJBINSKAJA. COMPARATIVE STUDY OF RESPIRATORY FUNCTION OF THE REPTILIAN BLOOD

Summary

1. The respiratory function of the blood of a tortoise, Emys orbicularis, and of two lizards — Ophisaurus apus and Agama caucasica was studied.

2. The blood of Emys orbicularis possesses the following main properties: a low heamoglobin content, a high and rather variable alcali reserve; an alcaline blood reaction and a very high buffer capacity of the blood. A peculiar feature of the tortoise blood is the presence of very large quantities of residual carbonic acid.

3. The blood of the tortoise has a very high oxygen affinity. The oxyhemoglobin dissociation curve of tortoise blood is almost devoid of the S-shaped form and approaches the dissociation curve of Amphibian blood. This fact strenghtens the supposition that heamoglobin acts as an additional oxygen depot in both groups of animals.

4. The blood of lizards possesses a number of properties approaching it to that of the warmblooded animals.

The haemoglobin concentration in the blood of lizards is higher as compared with the blood of tortoises. The affinity for oxygen, the form of the dissociation curve, the reaction of blood—all these values either approach those of the superior vertebrates or coincide with them.

5. The blood of lizards has a low and steady alcali reserve and a corresponding low degree of buffering, as compared with the tortoise blood.

6. Within the class of Reptilia we can follow a transition from the type of blood characteristic for the aquatic coldblooded animals to the type proper to the terrestrial vertebrates.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 3, 1944 Classe des sciences biologiques

А. А. СМИРНОВ

О МЕТОДИКЕ ИЗМЕРЕНИЯ pH СТЕКЛЯННЫМ ЭЛЕКТРОДОМ MAC INNES и DOLE

(Представлено академиком Л. А. Орбели)

Измерение pH стеклянным электродом обычно осуществляется при участии двух вспомогательных электродов. Ряд авторов использовали для этого два каломельных электрода (Kerridge; Hughes; Соколов и Пасынский; Frühling и Unterstein). Другие же, например, Mac Innes и Dole, Никольский и Толмачева, производили измерения с одним каломельным и хлорсеребряным электродами. Внутрь стеклянного электрода наливается раствор HCl или HCl + KCl. Некоторые авторы применяют для этой цели буферные растворы (Kerridge; Haugaard) и даже ртуть (Рабинович и Каргин).

Работая со стеклянным электродом Mac Innes и Dole уже в течение ряда лет, мы до сего времени производили измерения pH при участии насыщенного каломельного и хлорсеребряного электродов. Последний погружался в раствор HCl + KCl, налитый внутрь стеклянного электрода[1].

Для получения хорошей воспроизводимости показаний стеклянного электрода осадок хлорированного серебра хлорсеребряного электрода периодически обновлялся путем повторного электролитического серебрения и хлорирования. В измерениях при обычной комнатной температуре (18—23° С) это повторное серебрение и хлорирование производилось 1—2 раза, а при повышенной (30—50° С) 2—3 раза в месяц. Одновременно с этим обновлялся также и раствор, находящийся внутри стеклянного электрода. При этих условиях стеклянный электрод сохранял свои показания в течение длительного времени.

Необходимость периодически обновлять осадок хлорированного серебра хлорсеребряного электрода усложняет методику измерения pH со стеклянным электродом, предложенную Mac Innes и Dole.

Задачей настоящей работы было:

1) проверить возможность измерения pH стеклянным электродом Mac Innes и Dole при участии двух насыщенных каломельных электродов (без хлорсеребряного электрода);

2) выяснить воспроизводимость показаний стеклянного электрода при этом способе измерения pH для температур от 20 до 40° С.

Температурный интервал 20—40° С взят потому, что большинство измерений pH в биологических жидкостях производится в этом диапазоне температур.

---

[1] В последнее время мы пользовались для этой цели раствором, состоящим из 0,01 н. HCl + 3 н. KCl.

Методика

Для проверки способа измерения pH при участии двух насыщенных каломельных электродов взято 12 стеклянных электродов Mac Innes и Dole, изготовленных в разное время[1]. Электроды № 1 и 2 изготовлены 10. X. 1940 г., № 3, 4, 5, 6—5. XI. 1940 г., № 7, 8, 9, 10, 11, 12—19. XI. 1940 г. Проверка осуществлялась калибрированием этих электродов при температурах 20, 30 и 40°C. Калибрирование производилось по двум фосфатным буферным растворам с pH 5,29 и 8,01, проверенных водородным электродом при 20°C. Выбор этого интервала pH обусловлен тем, что при исследовании биологических жидкостей чаще всего приходится иметь дело с активной кислотностью в этих пределах.

Стеклянные электроды монтировались в парафиновые кружки и закреплялись двумя резиновыми кольцами, одетыми на трубку электрода выше и ниже парафинового кружка. Наружная и внутренняя поверхность верхней части трубки электродов покрывалась слоем парафина[2]. Внутрь стеклянных электродов наливался раствор 0,1 н. HCl[3]. Вне работы электроды погружались в раствор 0,1 н. HCl, налитый в эксикатор. Эксикатор находился при комнатной температуре. Хранение стеклянных электродов в изолированном от атмосферы пространстве, насыщенном водяными парами, предохраняло от испарения раствор, налитый внутрь электродов.

Калибрирование стеклянных электродов производилось в водяном термостате, в который поверх воды наливался слой жидкого парафина толщиной около 1 см. Температура в термостате регулировалась с точностью до ± 0,1°C. Контроль за температурой осуществлялся двумя термометрами. Один из них находился в термостате, а другой—рядом со стеклянным электродом в измеряемом растворе. Измерение электродвижущей силы цепи (насыщенный каломельный электрод — исследуемый раствор—стеклянный электрод—раствор 0,1 н. HCl — насыщенный каломельный электрод) проводилось компенсационным методом с электрометром Compton в качестве нулевого инструмента. Схема установки дана на рис. 1.

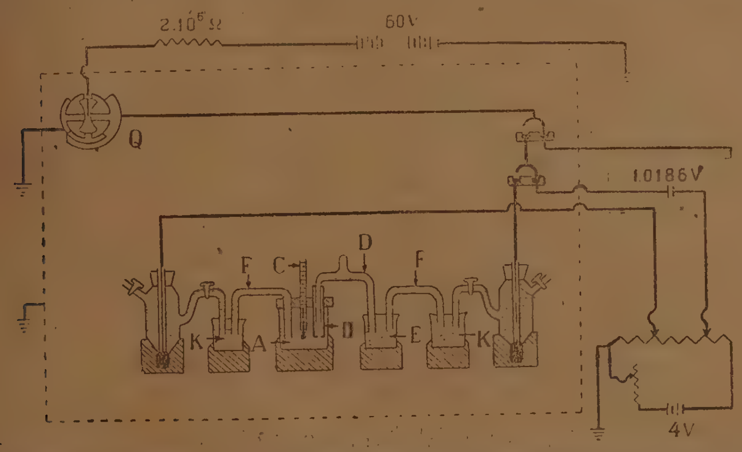


Рис. 1. Схема установки *A* — исследуемый раствор, *B*—стеклянный электрод, *C*—термометр, *D*—мостик с раствором 0,1 н. HCl, *E*—раствор 0,1 н. HCl, *F*—агаровый мостик с KCl, *K*—насыщенный раствор KCl, *Q*—электрометр.

Исследуемый раствор соединялся с одним насыщенным каломельным электродом через промежуточный насыщенный раствор KCl обычным агаровым мостиком с KCl. Соединение раствора 0,1 н HCl, налитого внутрь стеклянного электрода, с другим насыщенным каломельным электродом осуществлялось через два промежуточных раствора—0,1 н. HCl и насыщенный KCl. Эти растворы соединялись между собой обычным агаровым мостиком с KCl. Мостик, соединявший раствор 0,1 н. HCl, нахо-

---

[1] Пленка электродов выдувалась из Na-стекла, рекомендованного Mac Innes и Dole, изготовленного Государственным оптическим институтом.

[2] Пчелин употреблял для этого канифоль с 4% парафина.

[3] Мы пробовали наполнять стеклянные электроды разными растворами, например, фосфатными буферами, растворами HCl и HCl + KCl. Наиболее устойчивый потенциал в измерениях без хлорсеребряного электрода давали электроды, наполненные раствором 0,1 н. HCl.

дящийся внутри стеклянного электрода, с промежуточным раствором 0,1 н. HCl, изготовлялся следующим образом. В две изогнутые под углом 110—120° стеклянные трубочки диаметром в 2—3 мм вводились жгуты из фильтровальной бумаги. Концы жгутов выступали из концов трубочек на 0,5—1,0 мм. Затем они (стеклянные трубочки) кусочками резиновой трубки присоединялись к двум концам тройника. Смонтированный мостик погружался в раствор 0,1 н. HCl. Воздух в мостике слегка разрежался и затем через третий конец тройника мостик заполнялся раствором 0,1 н. HCl. После заполнения третий конец тройника закрывался резиновым колпачком. Пригодность этого мостика для работы проверялась путем сравнения величин электродвижущей силы, получаемых при измерении цепи со стеклянным электродом с 1—2 другими такими же мостиками. Последние были только контрольными и в работе не применялись. В случае, если разница в этих величинах не превышала ± 0,3 mV, мостик считался пригодным для работы. Вне работы эти мостики, погруженные в раствор 0,1 н. HCl, находились в том же эксикаторе, в котором хранились стеклянные электроды. Промежуточный раствор 0,1 н. HCl ежедневно перед калибрированием стеклянных электродов менялся. Агаровый мостик с KCl, соединявший промежуточные растворы 0,1 н. HCl и KCl, погружался в них за 25—30 минут до начала калибрирования. Пригодность агаровых мостиков для работы проверялась тем же способом, как и мостика с раствором 0,1 н. HCl. Вне работы агаровые мостики стояли погруженными в насыщенный раствор KCl.

Каломельные электроды и промежуточные растворы (0,1 н. HCl и KCl) при всех измерениях находились вне термостата.

Результаты эксперимента и обсуждение их

Потенциал стеклянного электрода при измерениях pH с участием двух насыщенных каломельных электродов устанавливался быстро. При повышенных температурах (30, 40°C) он устанавливался быстрее, чем при 20°C.

Наблюдение за воспроизводимостью показаний 12 стеклянных электродов путем калибрирования их при температурах 20, 30 и 40 C проводилось в течение месяца. Результаты наблюдений приведены в табл. 1. Для наглядности в таблице приведены величины потенциала (± mV), на которые показания стеклянных электродов отклонялись в течение месяца от данных калибрирования электродов 30—31. IV. 1941 г.

Из табл. 1 видно, что показания стеклянных электродов в измерениях при участии двух каломельных электродов мало изменяются от времени. Отклонения в показаниях 12 стеклянных электродов, получавшиеся при повторных калибрированиях электродов в течение месяца, на 75% лежат в пределах ±0,5 mV. Остальные 25% отклонений не превышают 1,3 mV. Хорошая воспроизводимость показаний стеклянных электродов наблюдалась не только при 20°C, но и при 30 и 40°C. На основании этого можно сделать вывод, что измерения pH стеклянным электродом Mac Innes и Dole вполне можно производить без хлорсеребряного электрода при участии двух насыщенных, противоположно направленных каломельных электродов.

При калибрировании, кроме хорошей воспроизводимости показаний, наблюдалось также постоянство в изменении потенциала стеклянного электрода с повышением температуры от 20 до 40°C. Величины этих изменений (табл. 1) очень близки для всех 12 стеклянных электродов. Это указывает на возможность вывести эмпирическое уравнение для вычисления pH со стеклянным электродом при повышенных температурах.

Выводы

1. Измерение pH стеклянным электродом Mac Innes и Dole вполне можно производить без хлорсеребряного электрода при участии двух насыщенных, противоположно направленных электродов.

Таблица 1

Калибрирование стеклянных электродов

№ электродов	pH буферных растворов	$t° = 20°C$ mV 30.12.40	$t° = 20°C$ ± mV 3.1.41	± mV 7.1.41	± mV 10.1.41	± mV 14.1.41	± mV 30.1.41	$t° = 30°C$ mV 30.12.40	$t° = 30°C$ ± mV 3.1.41	± mV 7.1.41	± mV 10.1.41	± mV 14.1.41	± mV 30.1.41	$t° = 40°C$ mV 30.12.40	$t° = 40°C$ ± mV 3.1.41	± mV 7.1.41	± mV 10.1.41	± mV 14.1.41	± mV 30.1.41
1	5,29	245,5	+ 0,2	— 0,5	+ 0,7	+ 0,7	+ 0,8	250,0	+ 0,3	— 0,4	+ 0,9	+ 0,8	+ 0,9	254,9	+ 0,1	— 0,6	+ 0,8	+ 0,7	+ 0,7
	8,01	402,5	+ 0,2	— 0,3	+ 0,9	+ 0,9	+ 0,9	412,2	+ 0,1	0,0	+ 1,3	+ 1,1	+ 0,8	422,2	— 0,1	— 0,5	+ 0,9	+ 0,8	+ 0,7
2	5,29	245,4	0,0	— 0,3	— 0,2	— 0,1	— 0,2	249,2	0,0	— 0,3	— 0,2	— 0,2	0,0	254,8	— 0,2	— 0,4	— 0,4	— 0,3	— 0,3
	8,01	402,4	0,0	— 0,1	0,0	+ 0,1	— 0,3	412,1	— 0,2	+ 0,1	+ 0,2	+ 0,1	— 0,1	422,0	— 0,3	— 0,2	— 0,2	— 0,4	— 0,4
3	5,29	245,8	— 0,1	+ 0,1	+ 0,2	0,0	+ 0,1	250,4	— 0,1	+ 0,1	+ 0,4	+ 0,2	0,0	255,0	+ 0,1	+ 0,3	+ 0,7	+ 0,1	+ 0,3
	8,01	402,8	— 0,1	+ 0,3	+ 0,5	+ 0,2	0,0	412,6	— 0,3	+ 0,4	+ 0,7	0,0	— 0,1	422,0	+ 0,1	+ 0,7	+ 1,2	+ 0,1	+ 0,4
4	5,29	245,9	+ 0,1	— 0,5	+ 0,8	+ 0,9	+ 0,5	250,4	+ 0,2	— 0,4	+ 0,9	+ 0,8	+ 0,7	255,2	+ 0,2	— 0,3	+ 0,6	+ 0,7	+ 0,4
	8,01	402,9	+ 0,1	— 0,2	+ 1,1	+ 1,1	+ 0,4	412,6	0,0	— 0,1	+ 1,3	+ 1,0	+ 0,6	422,3	+ 0,1	+ 0,1	+ 0,9	+ 0,7	+ 0,5
5	5,29	244,8	+ 0,2	— 0,7	+ 0,4	+ 0,4	+ 0,2	249,5	+ 0,6	— 0,7	+ 0,5	+ 0,3	+ 0,2	254,3	+ 0,5	— 0,7	+ 0,3	+ 0,3	— 0,1
	8,01	401,8	+ 0,2	— 0,5	+ 0,6	+ 0,7	+ 0,2	411,7	+ 0,4	— 0,5	+ 0,9	+ 0,6	+ 0,1	421,3	+ 0,5	— 0,3	+ 0,8	+ 0,6	+ 0,1
6	5,29	247,0	0,0	— 1,1	+ 0,6	+ 0,1	— 0,5	251,5	+ 0,1	— 1,0	+ 0,6	+ 0,2	— 0,5	256,2	+ 0,2	— 0,8	+ 0,5	+ 0,3	— 0,4
	8,01	404,0	0,0	— 0,9	+ 0,8	+ 0,3	— 0,6	413,7	— 0,1	— 0,8	+ 1,0	+ 0,4	— 0,5	423,2	+ 0,2	— 0,4	+ 0,9	+ 0,6	— 0,3

№ электродов	pH буферных растворов	mV 31.12.40	± mV 4.1.41	± mV 8.1.41	± mV 11.1.41	± mV 15.1.41	± mV 31.1.41	mV 31.12.40	± mV 4.1.41	± mV 8.1.41	± mV 11.1.41	± mV 15.1.41	± mV 31.1.41	mV 31.12.40	± mV 4.1.41	± mV 8.1.41	± mV 11.1.41	± mV 15.1.41	± mV 31.1.41
7	5,29	245,9	— 0,5	+ 0,1	+ 0,4	+ 0,3	— 0,3	250,5	— 0,5	+ 0,1	+ 0,3	+ 0,2	— 0,1	255,3	— 0,6	+ 0,1	+ 0,2	+ 0,1	— 0,2
	8,01	402,9	— 0,2	+ 0,5	+ 0,6	+ 0,5	— 0,1	412,8	— 0,2	+ 0,4	+ 0,5	+ 0,1	— 0,2	422,5	— 0,3	+ 0,3	+ 0,4	+ 0,1	— 0,5
8	5,29	245,4	0,0	0,0	+ 0,3	0,0	+ 0,1	250,1	— 0,4	— 0,2	+ 0,2	— 0,1	— 0,1	254,9	— 0,2	— 0,1	+ 0,2	0,0	— 0,1
	8,01	402,5	+ 0,1	+ 0,3	+ 0,5	0,0	— 0,1	412,4	— 0,2	+ 0,1	+ 0,3	— 0,2	— 0,2	422,2	0,0	0,0	+ 0,3	— 0,2	— 0,3
9	5,29	246,9	— 0,8	0,0	+ 0,5	+ 0,4	— 0,3	251,5	— 0,6	0,0	+ 0,4	+ 0,2	— 0,3	256,4	— 0,7	— 0,2	+ 0,1	+ 0,1	— 0,5
	8,01	403,9	— 0,4	+ 0,4	+ 0,7	+ 0,5	— 0,4	413,7	— 0,2	+ 0,4	+ 0,6	+ 0,1	— 0,3	423,7	— 0,5	— 0,1	+ 0,1	0,0	— 0,7
10	5,29	245,5	— 0,4	— 0,4	+ 0,2	+ 0,2	— 0,3	250,0	— 0,4	— 0,2	+ 0,4	+ 0,3	— 0,1	254,6	— 0,2	0,0	+ 0,6	+ 0,4	0,0
	8,01	402,5	— 0,1	0,0	+ 0,5	+ 0,4	— 0,3	412,2	— 0,1	+ 0,2	+ 0,7	+ 0,3	— 0,2	421,8	+ 0,1	— 0,2	+ 0,8	+ 0,3	0,0
11	5,29	245,8	— 0,1	— 0,1	+ 0,4	— 0,1	— 0,4	250,3	— 0,2	0,0	+ 0,5	0,0	— 0,4	255,1	— 0,3	0,0	+ 0,4	0,0	— 0,5
	8,01	402,9	— 0,0	+ 0,2	+ 0,5	— 0,2	— 0,6	412,6	0,0	+ 0,3	+ 0,6	— 0,2	— 0,5	422,3	0,0	+ 0,2	+ 0,6	— 0,1	— 0,4
12	5,29	245,7	— 0,7	— 0,4	— 0,4	— 0,7	— 0,4	250,4	— 0,7	— 0,6	— 0,5	— 0,6	— 0,6	255,2	— 0,6	— 0,7	— 0,7	— 0,6	— 0,6
	8,01	402,8	— 0,6	— 0,1	— 0,2	— 0,6	— 0,5	412,6	— 0,4	— 0,2	— 0,3	— 0,6	— 0,5	422,4	— 0,3	— 0,5	— 0,6	— 0,6	— 0,8

2. Замена в этой методике хлорсеребряного электрода каломельным электродом устраняет одну из причин неудовлетворительной воспроизводимости показаний стеклянного электрода при повышенных температурах.

Физиологический институт
им. акад. И. П. Павлова
Академии Наук СССР

Поступило
22. V. 1941

ЛИТЕРАТУРА

Никольский и Толмачева. ЖФХ, 10, 504, 1937.
Пчелин. ЖФХ 12, 4, 490, 1939.
Рабинович и Каргин. ЖФХ, 1, 65, 1930.
Соколови и Пасынский. ЖФХ, 3, 131, 1932.
Frühling u. Winterstein. Pflüg. Arch., 233, 479, 1933.
Haugaard. Biochem. Z., 274, 231, 1934.
Hughes. J. Chem. Soc., 491, 1928.
Kerridge. J. Sc. Instr., 3, 404, 1926.
Mac Innes and M. Dole. J. Gen. Physiol., 12, 805, 1929.

A. A. SMIRNOV. METHOD OF pH MEASUREMENTS BY MEANS OF THE MAC INNES AND DOLE GLASS ELECTRODE

Summary

1. Measurements of pH by means of a Mac Innes and Dole glass electrode are possible without the additional chlorine silver electrode using two saturated, oppositely directed calomel electrodes.

2. This method of substituting the chlorine silver electrode by a calomel electrode has the advantage of eliminating one of the causes of the unsatisfactory reproducibility of results obtained with the glass electrode at high temperatures.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Отделение биологич. наук № 3, 1944 Classe des sciences biologiques

Н. Ю. АЛЕКСЕЕНКО и Л. Г. ВОРОНИН

ДВИЖЕНИЯ ПУСТОГО ЖЕЛУДКА У ОБЕЗЬЯН MACACUS RHESUS

(Представлено академиком Л. А. Орбели)

Изучению периодической деятельности пищеварительного тракта посвящено большое количество работ, однако, биологический смысл этого явления остается неясным. Известно, что двигательная периодика связана с механизмом голода, т. е. с одним из важных приспособлений организма, заставляющим животное устремляться на поиски пищи (Carlson; Cannon и Washborn). Не исключена также возможность, что „биологический смысл периодики заключается в очистительной функции, благодаря которой пищеварительный тракт избавляется (во время отсутствия пищеварения) от ненужных организму отбросов жизнедеятельности клеток, выстилающих пищеварительный тракт, и экскретов, а также случайно попавших неудобоваримых предметов" (Воронин).

Мы полагаем, что накопление сравнительно-физиологических данных по этому вопросу даст возможность выяснить значение для организма периодических явлений, разыгрывающихся в пищеварительном тракте. В этом отношении особый интерес, как объект изучения, представляет обезьяна, как одно из звеньев филогенетической цепи и как животное, ближе всех других стоящее к человеку и позволяющее ближе всего подойти к процессам, происходящим в человеческом организме. Исходя из этого, мы поставили серию опытов по изучению движений пустого желудка у обезьян Macacus rhesus. Эти опыты интересовали нас также в связи с вопросом о том, влияет ли род питания обезьян на характер желудочных движений. Как показано Чукичевым, длительные пищевые режимы отражаются на двигательной периодике желудка собаки; переводя собак со смешанной диэты на углеводную, Чукичев вызывал изменения обычной периодики, — после некоторых колебаний устанавливалась периодика с укороченными (по сравнению со смешанной пищевой диэтой) периодами работы желудка и удлиненными периодами покоя. Поскольку, в отличие от человека и собаки, на которых проделано большинство работ в этой области, обезьяны, находящиеся в неволе, в основном получают пищу растительную, интересно было выяснить, не сказывается ли это у них аналогичным образом на моторной деятельности пустого желудка.

Нам известно только одно исследование, посвященное движениям пустого желудка обезьян, — это работы Patterson и его сотрудников. Автор ставил опыты на яванских макаках (Macacus irus), макаках-резусах (M. rhesus) и одном павиане анубисе (Cynocephalus anubis) и наблюдал, что моторная деятельность пустого желудка состояла из длительных периодов сокращений, продолжавшихся в течение 1 часа 40 минут—2 часов, и 10—20-минутных периодов покоя. Моторная

деятельность затормаживалась при эмоциональных состояниях (страх, злость), при различных внешних раздражениях (движение кимографа, даже пролетающая муха) и исчезала после еды, заменяясь пищеварительными движениями.

Для опытов нам служили обезьяны макаки-резусы: самец „Султан" и самка „Уника". Кроме того, по одному—по два опыта было поставлено еще на трех обезьянах: „Дуграте", „Рапире" и „Трубоке", у которых имелись желудочные фистулы, сделанные для другой работы. Операция производилась подобно тому, как это делается у собак. Животные ставились в станок уже на 8—10-й день, так как к этому времени они вполне оправлялись от операции. На описании послеоперационного ухода, станка и ряда особенностей в работе с обезьянами мы не останавливаемся, так как это уже подробно сделано в работе Бошенятовой и Воронина.

Опыты ставились, как правило, через день, начинались около 8 часов 30 минут—9 часов 30 минут утра (в отдельных случаях позже) и продолжались 3—4 часа (в редких случаях 2,5 часа). В первое время накануне опыта обезьяны не получали вечерней пищи, но затем выяснилось, что к началу опыта в желудке совершенно не остается пищи и в тех случаях, когда был дан вечерний корм, который убирался из клетки в 7 часов вечера, т. е. за 14 часов до опыта. Поэтому, не желая напрасно истощать животных, мы перестали лишать их вечернего корма накануне опыта.

В начале опыта из фистулы вынималась пробка и из желудка вытекало несколько кубиков очень вязкого сока с очень большой примесью слизи, иногда слегка загрязненного комочками пищи. При более сильном загрязнении желудок промывался через фистулу теплой водой. Промывание не меняло получаемых в опыте результатов. Реакция желудочного сока определялась в начале и конце опыта и была нейтральная или слабощелочная.

Для регистрации движений желудка применялась обычная методика. В фистулу вставлялся резиновый баллончик на пробке, соединенный воздушной передачей через водяной манометр с мареевской капсулой, писчик которой записывал на закопченной ленте кимографа передававшиеся таким образом сокращения желудка.

В комнате, где производился опыт, находился только экспериментатор, но все же обезьяна не была полностью изолирована, так как до нее доносились разные звуки: громкий разговор, крики других обезьян, а в отдельных случаях также запахи, например, запах молока из расположенной поблизости обезьяньей кухни.

Всего поставлено на всех обезьянах 48 опытов.

В наших опытах мы наблюдали картину, отличную от той, которая описана Patterson. В движениях пустого желудка у исследованных нами обезьян не наблюдается регулярной смены периодов покоя и периодов работы. Все время отмечаются одиночные сокращения, иногда с небольшим вторичным подъемом (рис. 1). Интервалы между



Рис. 1. Опыт № 17, 11. IX. 1939 г. Движения пустого желудка. Нижняя линия — отметчик времени (каждые 5 минут)

отдельными сокращениями в среднем 2—3 минуты, иногда больше, в редких случаях—меньше. Интервалы неравномерные, не дающие возможности говорить о каком-либо определенном ритме (за исключением двух опытов на „Султане", где интервалы почти все время более или менее одинаковые).

Во многих опытах на кривых наблюдаются паузы (рис. 2). Паузы эти нельзя рассматривать как регулярные периоды покоя, разделяю-

щие периоды сокращений, так как никакой периодичности здесь нет, а имеются отдельные нерегулярные остановки, вклинивающиеся в непрерывную моторную деятельность. Паузы эти длились обычно 6—10 минут и в отдельных опытах достигали 25—30 минут.

Чем вызываются такие остановки, нам установить не удалось. Они не совпадали ни с беспокойством, которое проявляли время от времени обезьяны, ни с ориентировочной реакцией, которой они отвечали на доносившиеся до них звуки. Наоборот, многие из тех факторов, которые обычно тормозят движение пустого желудка у собаки (эмоциональные состояния, боль, посторонние раздражители, привлекающие внимание) и тормозили их в опытах Patterson на обезьянах,— в наших опытах не оказывали этого действия. Так, обезьяна могла приходить в сильнейшее возбуждение, пытаясь вырваться из станка, но сокращения желудка при этом не прекращались. В некоторых опытах, о которых будет сказано ниже, в комнату входила лаборантка, которую „Султан" встречал чрезвычайно агрессивно, так как она производила ему подкожные инъекции, но, несмотря на возбужденные, агрессивные движения и иногда крики обезьяны, желудок продолжал сокращаться. Исключение составляют 1 опыт с „Султаном" и 1 опыт с „Уникой", когда паузы совпадали с очень сильным беспокойством обезьяны. Следует также отметить, что у „Султана" в 5 опытах подряд описанные выше паузы совпадали с началом опыта и, может быть, вызывались взятием обезьяны из клетки, привязыванием к станку и т. д.

Боль (от подкожных инъекций), тормозящая сокращения пустого желудка у собаки (Болдырев), также не оказывала тормозящего влияния, несмотря на общую бурную реакцию животного.

Шум, доносившиеся изредка крики обезьян, голоса людей также не прерывали сокращения желудка. При этом следует отметить, что ни „Султан", ни „Уника" не были ручными и как к экспериментатору, так и к остальным людям, и вообще к лабораторной обстановке относились агрессивно.



Рис. 2. Опыт № 17, 11. IX. 1939 г. Движения пустого желудка. Паузы и торможение после рвотных движений. Нижняя линия—отметчик времени (каждые 5 минут)

У „Султана" в 8 опытах и у „Рапиры" в 1 опыте появлялись рвотные движения (это часто наблюдалось и вне опыта как у этих обезьян, так и у многих других обезьян питомника). При этом в 6 опытах с „Султаном" сейчас же наступало торможение приблизительно на 10 минут (рис. 2), в 1 опыте после рвотных движений в течение 10 минут наблюдались частые и очень сильные сокращения, а затем 10-минутное торможение. В одном опыте с „Султаном" и в опыте с „Рапирой" торможения не было. Торможение движений пустого желудка наблюдал у собак Эдельман еще в 1906 г.

Часто, стоя в станке, „Султан“ и „Уника“ отковыривали от него крошки, жевали и глотали их или же отрывали нитки от халатиков и тоже глотали их. Сокращения желудка этим не тормозились.

В многочисленных старых работах (Чешков; Болдырев; Эдельман) описано торможение движений пустого желудка у собаки при запахе и виде пищи. То же самое отметил недавно Булыгин при действии условных пищевых раздражителей. В своем подробном исследовании желудочной периодики Carlson наблюдал, что у человека (стриктура пищевода и фистула желудка) вид и запах пищи или не тормозит движений пустого желудка или вызывает некоторое торможение. В этом отношении наши обезьяны подходили ближе к человеку, так как доносившиеся иногда пищевые запахи, вид кормушки и т. п. не прерывали сокращения желудка. В одном опыте с „Уникой“ в комнату было внесено молоко, а через некоторое время виноградный сок. Ни то, ни другое не отразилось на кривой желудочных движений.

Иная картина наблюдалась в тех случаях, когда опыт кончался кормлением. У „Султана“ и „Уники“ движения желудка сейчас же прекращались и сменялись покоем, у „Рапиры“ отдельные сравнительно сильные сокращения сейчас же после дачи корма сменялись мелкими, неправильными сокращениями без интервалов.

Торможение движений пустого желудка при еде наблюдалось еще в первых работах по этому вопросу (Чешков; Широких; Болдырев) и неоднократно подтверждалось в последующих исследованиях (Нехорошев и др.).

Очень часто обезьяны во время опыта засыпали на некоторое время, во всяком случае, стояли неподвижно с опущенной головой и закрытыми глазами. Желудок при этом продолжал сокращаться. То же самое наблюдал в своих опытах Patterson.

Исключением являются опыты с „Трубоком“. Это единственная обезьяна, у которой мы получили в двух поставленных с ней опытах чередование периодов покоя и периодов работы желудка. Правда, эти периоды не были четко разграничены, сокращения постепенно урежались, исчезали, но изредка наблюдались и на тех отрезках кривой, которые можно рассматривать как периоды покоя. Но „Трубок“, действительно, являлся исключением и представлял собой патологию: в отличие от других обезьян, у него всегда был кислый желудочный сок как во время пищеварения, так и вне его.

Вскоре он погиб. Вскрытие обнаружило, что причина смерти — миллиарный туберкулез, причем желудочно-кишечный тракт был поражен особенно сильно. Надо думать, что болезнь отразилась каким-то образом и на двигательной функции желудка.

У остальных подопытных обезьян мы, как сказано, не наблюдали периодичности в движениях пустого желудка. То же самое замечалось в отдельных случаях почти всеми авторами, изучающими этот вопрос как на собаках и других животных, так и на человеке. Так, Carlson наблюдал непрерывную моторную деятельность у молодых собак. Однако в этом случае сокращения шли без всяких интервалов, подряд одно за другим, и мы не можем аналогизировать с ними желудочные движения у наших подопытных обезьян.

Отдельные авторы наблюдали периодику гейденгайновского желудочка (Robins и Boyd), а также изолированного желудочка, пересаженного в молочную железу (Ivy и Farrel; Ivy) т. е. желудочка, лишенного нервных связей. Несмотря на это, несомненной остается та важная роль, какую играют в сокращениях пустого желудка импульсы, идущие по блуждающему и чревному нервам. Первый, как

известно, оказывает преимущественно стимулирующее, второй — преимущественно-тормозящее действие.

Однако действие, вызываемое импульсами по тому или другому нерву, часто определяется функциональным состоянием иннервируемой ткани. Langley наблюдал на кроликах и кошках, что раздражение блуждающего нерва, обычно возбуждающее движения желудка, часто оказывает обратное действие, т. е. тормозит их. То же самое видел на птицах Doyon, а затем на млекопитающих May, а позднее и многие другие авторы. Затем было показано, что различный эффект от раздражения n. vagi зависит от состояния желудка, от его тонуса: при пониженном тонусе импульсы, идущие по блуждающему нерву, оказывают возбуждающее действие, тогда как при повышенном тонусе желудочной мускулатуры они тормозят моторную деятельность желудка (McCrea, McSwiney и Stopford; Laughton; Brown и Garry и др.).

То же самое относится к действию фармакологических веществ: эффект от их введения меняется в зависимости от тонуса желудка (McSwiney и Brown; McCrea и McDonald; Chang и др.). Аничков, изучавший действие симпатических и парасимпатических ядов на движения пустого желудка, наблюдал, что атропин, выключая n. vagus, вызывает прекращение движений, а пилокарпин действует различно, в зависимости от того, вводится ли он в период сокращений или в период покоя желудка: при внутривенном введении пилокарпин вызывал при покое желудка слабые, частые сокращения, тогда как при работе вызывал кратковременную задержку сокращений, а при повышенной дозе сперва полную остановку, а через несколько минут — повышение тонуса и на повышенном фоне мелкие, частые сокращения.

В упомянутой выше работе Patterson в ряде острых опытов раздражал индукционным током периферический конец n. vagi или же подергивал обнаженный, но неперерезанный нерв. При этом наблюдались такие же соотношения: результат раздражения зависел от исходного тонуса и двигательной активности желудка.

В связи со всеми этими фактами представлялось интересным выяснить, каково влияние блуждающего нерва на непериодические движения пустого желудка у наших подопытных обезьян. Таким образом, фоном для воздействий n. vagi здесь неизменно является желудок, находящийся в активном состоянии. Так как для другой работы нам нужно было сохранить наших животных с неповрежденными нервными связями, мы взамен непосредственного раздражения блуждающего нерва, применили введение соответствующих фармакологических веществ: пилокарпина для возбуждения n. vagi, атропина для выключения его и ацетилхолина в качестве вагомиметического вещества.

Работа велась в тех же условиях и той же методикой. Опыты поставлены в основном на „Султане", затем проверены на „Унике". На обеих обезьянах получены одинаковые результаты. В начале каждого опыта в течение некоторого времени записывалась норма, затем под кожу бедра вводился раствор того или иного вещества в физиологическом растворе.

Для проверки того, не оказывает ли влияния сама инъекция и не выработался ли на нее условный рефлекс, в отдельных опытах в качестве контроля вводился физиологический раствор. Такое введение ни разу не оказало влияния на кривую желудочных сокращений.

Пилокарпин вводился в виде 0,02% раствора в дозах от 0,125 до 0,375 мг на 1 кг веса обезьяны. Более сильные дозы не испытывались, так как при 0,375 мг помимо сильного слюнотечения, наблю-

давшегося также и при меньших (0,25 мг) дозах, через несколько минут после введения „Султан“ сильно побледнел, пульс участился и через 25 минут наступила сильная рвота.

Во всех случаях после инъекции отмечено полное торможение сокращений желудка, длившееся 47—58 минут, независимо от дозы пилокарпина (впрочем, при 0,375 мг торможение длилось 1 час 15 минут, т. е. несколько дольше). Сокращения прерывались сразу же (рис. 3), но восстанавливались постепенно: в конце паузы появлялись



Рис. 3. Опыт № 18, 15. IX. 1939 г. Торможение после введения пилокарпина. Момент введения отмечен вертикальной чертой. Нижняя линия—отметчик времени (каждые 5 минут)

легкие подрагивания, а затем мелкие, довольно частые колебания постепенно переходившие в обычные, довольно крупные сокращения, с частотой в среднем 2—3 сокращения за 15 минут.

Атропин вводился в виде 0,02% раствора в количестве 0,125 мг на 1 кг веса обезьяны. Как и после введения пилокарпина движения желудка сразу обрывались. Но здесь покой время от времени нарушался легкими подрагиваниями, переходившими иногда в чуть заметные волны сокращений. Торможение длилось 4—5 часов, т. е. во много раз дольше, чем после пилокарпина. Восстановление моторной деятельности тоже требовало гораздо больше времени. Появлявшиеся было мелкие сокращения вновь исчезали, затем опять возникали и т. д., пока, наконец, не переходили в обычные сокращения.

Ацетилхолин вводился в следующих дозах на 1 кг веса обезьяны 1) 0,75 мг в 0,05% растворе; 2) 1,25 мг в 0,05% растворе; 3) 2 мг в 0,1% растворе и 4) 2,5 мг приблизительно в 0,13% растворе (10 мг в 7,5 см³ физиологического раствора).



Рис. 4. Опыт № 33, 22. X. 1939 г. Торможение после введения ацетилхолина. Момент введения отмечен вертикальной чертой. Нижняя линия—отметчик времени (каждые 5 минут)

Первые две дозировки не отразились на кривой сокращений, при третьей дозировке после введения наступила пауза на 8—10 минут, затем около 10 минут наблюдались мелкие, частые сокращения, а дальше восстановились нормальные сокращения. При последней дозировке (инъекция сопровождалась в этих случаях обильным слюнотечением) после инъекции сразу же или после 1—2 сокращений наступает торможение, длящееся 25—40 минут, сменяющееся на 15—20 минут непрерывными подергиваниями, которые постепенно переходят в обычные одиночные сокращения (рис. 4).

Таким образом, эти опыты ещё раз подтвердили тот факт, что действие фармакологических веществ зависит от исходного состояния субстрата: наблюдавшееся при покое желудка стимулирующее влияние пилокарпина и ацетилхолина извращалось в наших опытах исходным деятельным состоянием желудка, и эти вещества вызывали торможение или ослабление движений пустого желудка.

Физиологическая лаборатория
Субтропического филиала ВИЭМ
в г. Сухуми

Поступило
7.III. 1940

ЛИТЕРАТУРА

Аничков. Русск. физиол. журн., 8, 67, 1925.
Болдырев. Дисс., СПб., 1904.
Бошенятова и Воронин. Изв. АН СССР, сер. биол., 6, 1943.
Булыгин. Арх. биол. н., 54, 2, 65, 1939.
Воронин. Изв. Ин-та им. Лесгафта, 21, в. 1—2, 1938.
Нехорошев. Русск. физиол. журн., 8, 59, 1925.
Чешков. Дисс., СПб., 1902.
Чукичев. Тр. физиол. отд. Гос. Тимир. н.-и. ин-та Ком. акад., 31, 1930.
Широких. Тр. XI съезда русск. естествоисп. и врач., 10, 1901.
Эдельман. Дисс., СПб., 1906.
Brown and Garry. J. Physiol., 75, 213, 1932.
Cannon and Washborn. Amer. J. Physiol., 29, 441, 1912.
Carlson. The control of hunger in health and disease, Chicago, 1919.
Chang. Chin. J. Physiol., 3, 229, 1929.
Doyon. Arch. de physiol. norm. et path., 6, 5 série, 887, 1894.
Ivy. Science (New York), 72, 197, 1930.
Ivy and Farrel. Amer. J. Physiol., 74, 639, 1925.
Langley. J. Physiol., 23, 407, 1898.
Laughton. Amer. J. Physiol., 89, 18, 1929.
May. J. Physiol., 31, 260, 1904.
McCrea and McDonald. Quart. J. Exp. Physiol., 12, 161, 1928.
McCrea, McSwiney and Stopford. Quart. J. Exper. Physiol., 15, 201, 1925.
McSwiney and Brown. J. Physiol., 62, 52, 1926.
Patterson. Ann. of N.-Y. Acad. of Sciences, 35, 1933.
Patterson, Yllenden, Rubright and Scott. Proc. Amer. J. Physiol., 63, 421, 1923.
Robins and Boyd. Amer. J. Physiol., 67, 166 1923.

N. G. ALEKSEENKO AND L. G. VORONIN. MOVEMENTS OF THE EMPTY STOMACH IN MONKEYS MACACUS RHESUS

Summary

Movements of the empty stomach were studied in monkeys Macacus rhesus by recording them with the aid of a baloon introduced into the stomach through a fistula.

Movements of the empty stomach in the monkeys under experiment did not consist of alternating periods of rest and activity but represented single frequent contractions with intervals of 2—3 min. between them. In some of the tests episodic intervals were observed having lasted 5—10—15 min.

Attempts to disengage from the stand, excited state, pain did not affect (with few exceptions) the motor activity of the stomach.

After vomiting an inhibition of the stomach movements was observed for about 10 min.

The smell and the look of the food did not stop the stomach contractions.

While feeding, the stomach movements suffered inhibition and the contractions either ceased altogether or they were replaced by small irregular and continuous digestive movements.

The hypodermic injections of pilocarpine wholly inhibited the contractions of the empty stomach for 50 min. — 1 hour, those of atropin — for 4—5 hours. Acetilcholin produced no effect in small doses; an increase of the dose called forth an inhibition of movements for 8—10 min., after which small frequent contractions followed lasting for about 10 min. and then the normal state was restored.

Цена 9 руб.